

ELEMENTS ANCIENS DE L'ENTOMOFAUNE¹ NEOTROPICALE: SES IMPLICATIONS BIOGEOGRAPHIQUES

GONZALO HALFFTER²

Escuela Nacional de Ciencias Biológicas
Instituto Politécnico Nacional
México 17, D. F.

Quaestiones entomologicae
10: 223 - 262 1974

Presentamos una Teoría de Síntesis que reúne los elementos y mecanismos que han intervenido en la integración de la entomofauna neotropical y en la de los grupos derivados de ella, que se han expandido por la Zona de Transición Mexicana y los Estados Unidos.

Los puntos básicos de la Teoría son los siguientes: Suponemos que entre fines del Mesozoico y el Paleoceno, existía en América del Sur una fauna formada por los siguientes tipos de elementos: 1) Gondwanianos muy antiguos, con amplia distribución extra-americana en los continentes del sur; 2) Gondwanianos, compartidos principalmente con África y cuya distribución en América se centra en los macizos de la Guayana y del Brasil; 3) Elementos claramente autóctonos, con posibles afinidades gondwanianas; 4) Gondwanianos paleárticos, dominantes en las tierras frías del sur; 5) De origen norteamericano, con afinidades no gondwanianas con la fauna del Antiguo Mundo. En este conjunto faunístico, dentro de los insectos los elementos gondwanianos dominaban en forma muy marcada.

Entre Cretácico y fin del Paleoceno, tuvieron lugar dos grandes movimientos migratorios: 1. — La emigración norte a sur de la Horofauna Sudamericana (vertebrados) acompañada por una cantidad de insectos relativamente escasa; 2. — La emigración en sentido inverso de un gran número de insectos y de una cantidad más reducida de vertebrados, emigrantes que formaban parte de la fauna que se había integrado en los macizos de la Guayana y del Brasil. Esta fauna coloniza el Altiplano Mexicano y el sur y suroeste de los Estados Unidos, diferenciándose por efecto del posterior aislamiento y en partes reduciéndose o extinguiéndose.

Entre fines del Paleoceno y fines del Plioceno se sitúa un largo periodo de aislamiento y divergencia, durante el cual, a pesar de algunos posibles intercambios (grupos capaces de atravesar las barreras marinas aprovechando las islas emergidas), los núcleos de lo que van a ser las actuales faunas Neártica y Neotropical acentúan sus diferencias, mucho menores antes de interrumpirse el puente centroamericano. En Norteamérica el carácter holártico aumenta por la llegada de nuevos inmigrantes del Viejo Mundo. En el Altiplano Mexicano y en menor grado en el sudoeste y otras regiones de los Estados Unidos, una parte de los antiguos inmigrantes sudamericanos persiste y tiende a divergir como resultado del aislamiento.

En la transición Plioceno-Pleistoceno se restablece la comunicación a través del puente centroamericano. En esta época la fisiografía del Altiplano Mexicano y de las tierras altas del sur de México y norte de Centroamérica era semejante a la actual, lo que determina dos rutas de emigración para los taxa neotropicales: las tierras bajas y cálidas de ambas planicies costeras. Son éstas las vías que siguen en su expansión hacia el norte los nuevos invasores procedentes del norte de Sudamérica. En los insectos, la emigración en sentido inverso, de grupos neárticos que se expanden hacia el sur, se ve restringida a los grandes sistemas montañosos que presentan condiciones ecológicas adecuadas; no sobrepasando -en su mayor parte el límite sur de la Zona

1. Travail présenté au XVII Congrès International de Zoologie, Monaco, 25-30 Septembre 1972, dans le Colloque "Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque", organisé par le Professeur Théodore Monod.

2. Professeur Titulaire SEDICT-COFAA, Instituto Politécnico Nacional.

de Transición Mexicana.

Se analiza el resultado de los grandes movimientos faunísticos antes señalados en relación con la composición actual de la fauna de insectos en América del Norte, la Zona de Transición Mexicana, las Grandes Antillas y América del Sur.

Por último se incluyen dos apéndices, ambos relativos a la subfamilia Scarabaeinae (Insecta, Coleoptera), grupo utilizado como base de ejemplares.

En el primero se señala la distribución a nivel mundial de tribus, subtribus y géneros. El segundo está relacionado con la antigüedad de los Scarabaeinae.

ENGLISH SYNOPSIS³

A theory is presented explaining the formation of the extant Neotropical entomofauna (including related groups in the Mexican zone of transition and the United States) and of other taxa that appeared before the Cenozoic. The formation of the North American fauna and its relationships to faunas of other continents is reconstructed. This synthetic theory takes into account the theory of continental drift, and the concepts of Simpson and his followers. It does not conflict with Darlington's conclusions, although he does not accept that continental drift theory is necessary to account for the distribution patterns of the extant biota.

Many of the examples of distribution patterns are based on scarab beetles because of the author's familiarity with this group of beetles. However, the conclusions are more general in scope.

DEFINITIONS

To avoid semantic confusion, the following terms are defined:

fauna: groups of animals living in a defined area.

horofauna or cenocron: a group of animals originating in a defined area and living together for a long period thus sharing a common biogeographical history,

region and subregion: a portion of the earth's surface, geographically limited, where there is a characteristic fauna.

distribution pattern: present distribution of a cenocron.

ORIGIN OF THE NEOTROPICAL FAUNA

The origin of the North American fauna is quite clear. In vertebrates, unequal exchange occurred between Eurasia and North America and to a lesser extent between South America and North America. In insects, the pattern is similar, but more groups invaded from South America than from Eurasia. There were two major periods of invasion from South America: one before the Eocene penetrated into Mexico and the United States, and one from Pliocene to Recent restrained to the tropical southern and costal plains of Mexico and Gulf plains of southern United States.

Statement of the problem.

Much is written about the origin of the South American fauna, but little is understood. The following questions are posed. 1) Where did the major groups presently inhabiting South America originate, and how and when did they reach South America? 2) Are there ancient

3. Henri Goulet, Department of Entomology, University of Alberta, Edmonton, Alberta, T6G 2E3, Canada.

elements that evolved in situ? 3) Did the insects follow dispersal routes similar to those of the mammals? To answer these and other questions, three major hypotheses are examined.

The Holarcticist hypothesis. — The South American fauna is derived from the old world via North America. This is based on analysis of recent and fossil vertebrate faunas. But older groups such as insects present problems that only Darlington has considered. The Holarcticists believe that the earth's geography has remained the same since the Mesozoic except for minor details. Groups restricted to southern land masses are thought to be relics. Authors following these principles reject a direct immigration route among the southern land masses, and also reject these lands as primary centers of evolution.

Southern land masses as centers of evolution. — A second group of authors recognizes the southern land masses as a major evolutionary center, and direct migration between land masses by southern routes during periods of milder climate either by way of numerous bridges or by means of continental contacts. Proponents of these theories believe that the South American fauna is comprised of heterogeneous elements with a strong Australian influence and numerous ancient elements that evolved in situ, based on distribution patterns of older groups such as arthropods.

Synthetic Hypothesis. — The third approach is a synthesis of the previous two. It involves both the Gondwanian origin of older groups such as insects and the Holarctic origin of many higher taxa of vertebrates. These two biogeographical phenomena correspond to different geological periods and paleogeographical conditions. Gondwanian dispersal is restricted to groups which arose before the Cretaceous or early Cenozoic. The Antarctic route remained open until Eocene for all cold-adapted animals of the southern hemisphere. Post-Eocene dispersal cannot be explained by break up of Gondwana, but can be explained by migration into South America from the Holarctic Region via North America.

PRESENTATION OF THE SYNTHETIC HYPOTHESIS

In mid-Jurassic, a predominantly Gondwanian fauna evolved in South America. This appears to be the best explanation as, in insects, affinities are at the tribe and sub-tribe level among vicariant pairs of taxa now inhabiting southern land masses. Most of these groups are restricted to these areas. Those that are not may have expanded northward in one of the two expansion periods before the Eocene or since the later Pliocene. Few groups of Holarctic origin have invaded the southern hemisphere except in India and Africa. It is essential to admission of a Gondwanian origin that the characteristics of a supra-generic taxon existed in the mid-Jurassic ancestors so that after the fragmentation of Gondwana, these characteristics were maintained on each of the land masses on which that taxon now occurs.

Faunas in a continent can show different degrees of relationship. For example, the Guyano-Brazilian fauna is more closely related to the African than to the southern-most South American fauna. The latter is more closely related to the New Zealand and Australian faunas. However, these intracontinental distinctions are not that clear cut — in South America, Guyano-Brazilian elements spread to the extreme south as well as north, while others from southern faunas moved north via the Andes, and some Guyano-Brazilian elements in the south radiated again, spreading along the Andes. Thus expansion to the north via the Andes was not the exclusive prerogative of the Palaeantarctic fauna.

The demonstrated geological contiguity between Africa and mid-northern South America (Devonian - Triassic) permitted extensive sharing of ancient groups. In middle Triassic, these two continents started moving apart, and by the Cretaceous, the separation of Africa and South America was complete. However, the Palaeantarctic contacts of South America were probably severed later. Thus faunal exchange by means of land connections between Africa

and South America became more and more difficult until the Cretaceous although the exchange persisted a little longer with Antarctica, Australia and New Zealand.

From the Jurassic until the Cretaceous there was some connection permitting exchange of faunas among southern South America, Antarctica, New Zealand and Australia (the Palaeantarctic). The Palaeantarctic stocks and their isolation in southern South America are shown by the limited number of elements representing the Neotropical groups that invaded that area. The Palaeantarctic fauna is cold-adapted. At the end of the Mesozoic, the pole was in such position that exchange of cold-adapted species was possible.

The differences between the extant Patagonian and Guyano-Brazilian faunas indicate the existence of a barrier whose nature is not yet known.

From the mid-Jurassic to the Cretaceous, South America received a few ancient North American elements, representing the Palaeoamerican pattern of dispersal. Some exchange also may have occurred in the later Cretaceous and the Palaeocene.

It is assumed that the three parts of South America had united during the Oligocene, and that from the Cretaceous until the Eocene Archiguyana and Archibrazil were partially isolated by an epicontinental sea in the Amazon Basin. It is important to note that after the Mesozoic, Archiguyana and Archibrazil were tropical, thus permitting the survival and evolution of a tropical fauna.

From the end of the Mesozoic until the Palaeocene, there was a movement of vertebrates of Holarctic origin to South America, and an opposite movement of insects. The dispersing insect groups were mainly of Guyano-Brazilian elements with some Palaeantarctic elements.

The success of vertebrates of Holarctic origin in invading South America is explained by Darlington's theories. During the Cenozoic the vertebrates were evolving in an immense and varied continental area, the Old World Tropics. Similarly, the success of insects can be explained in the same terms. During the Jurassic, the insects were evolving on an immense and varied continent, Gondwana. Thus they successfully invaded the Nearctic Region.

The period during which South American elements migrated to the Nearctic Region can be determined with the help of present distribution patterns. During the Triassic and lower Jurassic there was some contact and possibly some exchange. But because most pairs of vicars are differentiated at the generic level and not the subtribe level, they are not thought to have migrated before the mid-Jurassic or Cretaceous. It was at this time that the South American fauna was assembled. The southern elements which migrated into the Nearctic Region represent a nearly complete array of the present Neotropical entomofauna, and consequently the migration is thought to have occurred after the South American fauna was assembled. Finally, as the differences between pairs of vicariant insect groups are mostly subgeneric, the first migration could have started in the Cretaceous or Palaeocene. This migration lasted until the Eocene, when the Central American bridge was interrupted. A migration during the Miocene is ruled out because the high Mexican plateau could not have been colonized so massively, (it is thought to have formed during the Miocene), and the degree of differentiation should have been at a lower level. Thus, the most recent migration would have been in the Eocene.

As the Mexican plateau formed, the climate on it changed. As it became elevated, populations became disrupted and secondary adaptations to arid conditions evolved.

Between the Eocene and the end of the Pliocene, there was a long period of isolation and divergence between South and North America. The South American elements became rare and more restricted in North America probably because they were out-competed by new elements coming from the Old World Tropics via Beringia. Thus many South American elements disappeared though many survived on the Mexican Plateau.

In South America during the isolation, there was very limited vertebrate migration as shown by a very limited sharing of groups at family level (Simpson, 1940), but after the bridge was

re-established, a large proportion of the families were shared.

During the isolation, a rich and characteristic vertebrate fauna arose in South America. However, in insects, the dominant Gondwanian and rare Palaeoamerican elements evolved more slowly, forming mostly species groups.

Sometime between the end of the Pliocene and early Pleistocene the bridge was re-established, and by that time the Mexican Plateau had formed. South American elements and recently arrived northern elements evolved in isolation on the plateau. The South American insects invaded North America successfully, avoiding the plateau and the Sub-Sonoran region. Few vertebrates successfully invaded North America at this time.

In the last invasion, South American insects expanded northward to Texas and the south-eastern United States along the eastern coastal plain. This is the Neotropical dispersal pattern. There were three levels of penetration.

Many nearctic and holarctic elements invaded the Neotropical Region by following mountain systems. This is called the Nearctic dispersal pattern. These species are restricted to highlands usually as far south as Lake Nicaragua. The Palaeoamerican elements of an earlier invasion are easily separated from these recent elements in being not restricted to cold conditions or high mountains. The various extensions of North American elements were probably under the control of climatic changes during the Pleistocene. South of Lake Nicaragua the mountain elements are generally derived from South America rather than from nearctic elements.

The Panamanian bridge was re-established by early Pleistocene but fossil evidence (Reig, 1968) suggests that some exchange occurred by mid-Pliocene.

COMPOSITION OF THE EXTANT ENTOMOFAUNA OF THE NEARCTIC REGION

Four dispersal patterns are represented by the members of this fauna.

Groups exhibiting a Holarctic dispersal pattern.

Holarctic elements are important in the north, rarer farther south where they become restricted to mountains.

Groups exhibiting a Nearctic dispersal pattern.

Nearctic elements are usually related to Palaearctic groups at the generic or supra-generic level. The eastern fauna is separated from the western fauna by the prairies, an area of faunal reduction, but with some endemic elements.

Old Neotropical groups.

Ancient South American elements are better represented in the south although some reach Canada. These are important but less so than the Old World fauna in North America.

Recent Neotropical groups.

These are restricted to tropical and subtropical regions reaching the Gulf states of U. S. A.; absent from the Pacific coast.

THE EXTANT ENTOMOFAUNA OF THE NEOTROPICAL REGION

Composition of the extant insect fauna of the Mexican Zone of Transition.

This includes four groups of elements as follows.

Groups exhibiting a Nearctic dispersal pattern. — This includes recent Holarctic and some Nearctic elements which, in the transition zone are generally restricted to areas above 1500 m.

Groups exhibiting a Palaeoamerican dispersal pattern. — *These elements are not restricted to the mountains, and the latter are centers of speciation rather than dispersal routes for these elements. Two types of distribution patterns are represented: first, relic species which are members of groups with wide ranges in the Old World Tropics; second, species which are members of groups widely distributed in North America, in the transition zone and in parts of South America. Dispersal southward occurred before formation of the Mexican Plateau and expansion of the deserts of western North America because these groups had time to adapt to and differentiate in these areas.*

Groups exhibiting a Mexican Plateau dispersal pattern, and of ancient origin in South America. — *Such are widely distributed in the highlands of Guatemala and Chiapas, and on the Mexican Plateau. They are rarely found in those mountain systems where Holarctic and Palaeoamerican elements predominate, and they have relatives in South America.*

Groups exhibiting a Neotropical dispersal pattern, and of recent origin. — *These groups extend northward in the lowlands, do not invade the Mexican highlands, and probably extended their ranges northward after Pliocene time.*

Composition of the extant insect fauna of the Antillean sub-region.

The Greater Antilles. — *This fauna is formed basically of ancient South American and Palaeoamerican elements, with some Holarctic elements. Each island tends to have its own distinctive species, so the degree of differentiation of the fauna is pronounced.*

The Lesser Antilles. — *These small islands were probably mainly recently colonized by taxa of Guyano-Brazilian origin.*

Composition of the insect fauna of South America.

This entomofauna is composed essentially and almost exclusively of ancient elements of Gondwanian and Palaeoamerican origin, mainly the former. The faunas of each of the three sub-regions are discussed below.

Guyano-Brazilian sub-region. — *This includes the great Amazonian forest. In this area of tropical climate evolved the Gondwanian-Inabresian elements, with some very rare Palaeantarctic elements. It is the dominant nucleus and center of radiation of the Neotropical fauna.*

Andean-Patagonian sub-region. — *This includes Patagonia, the xeric regions of Argentina and the Andes. The fauna includes groups of Guyano-Brazilian elements which have become dry and cold-adapted, and have developed a secondary center of evolution. Also, there are some Palaeantarctic elements that extend toward the north in the Andes. Also included are some Palaeoamerican elements, whose original entry into South American took place a long time ago.*

Araucanian sub-region. — *This includes the Patagonia-Chilean forests. The entomofauna is dominated by Palaeantarctic elements with strongly relict character, and unrelated to other groups in the Neotropical Region. Some authors have proposed establishment of an Holantarctic region to include the Palaeantarctic biota. However, because some Palaeantarctic elements extend northward along the Andes, and because the Araucanian area is geographically a part of South America, it seems best to include it in the Neotropical Region.*

APPENDIX I

The author gives the main distribution as far as is known today of all genera of the subfamily Scarabeinae with comments on genera of interest.

APPENDIX 2

The author demonstrates the age of Scarabeinae with reference to ball-nest fossils of a type restricted to genera of Gondwana. This complex behaviour was evolved at least by the Oligocene and perhaps Cretaceous. Thus the development of building ball-nests is much older (perhaps mid-Jurassic), and must precede the splitting of Gondwana.

Nous désirons présenter, avec ce travail, une théorie cohérente des éléments et mécanismes qui ont intervenu dans la formation de l'entomofaune néotropicale actuelle, ainsi que dans celle des groupes répandus dans la Zone de Transition Méxicaine et les Etats Unis, qui en sont dérivés. Les mécanismes biogéographiques que nous analysons ne sont pas, exclusifs des insectes car ils peuvent s'appliquer à n'importe quel groupe de plantes ou d'animaux anciens, établis dans leurs traits morphologiques essentiels avant le Cénozoïque.

Nous désirons surpasser, dans notre exposé, la longue controverse de la dérive continentale. Cette confrontation, de façon polémique et à niveau biogéographique, doit être substituée par des hypothèses de synthèse.

La dérive continentale représente actuellement un champs d'études pour la géophysique. Laissons la discussion de ses mécanismes à cette science et essayons, nous les zoologues, de trouver une explication intégrale à la façon dont l'actuelle faune américaine fut formée et à ses relations passés avec les animaux des autres continents. Pour ceci, nous baserons nos hypothèses sur autant de données connues que possible (zoologiques, botaniques, paléontologiques, géologiques, etc.), en prenant soin d'introduire le minimum de distorsion subjective. Ce fut notre but d'essayer de présenter une propre Théorie de Synthèse, qui, d'une part, tienne compte des possibilités biogéographiques dérivées des contacts gondwaniens et des routes d'émigration qui s'en déduisent, afin d'expliquer une série de similitudes des ensembles faunistiques, que par d'autres evidences nous supposons anciens, mais qui, d'autre part, profite aussi des apports et concepts que Simpson et ceux qui le suivent ont établi sur la zoogéographie de l'Amérique durant le Cénozoïque.

Quoiqu'en analysant la distribution des groupes anciens nous ne soyons pas toujours d'accord avec leurs hypothèses, il nous faut reconnaître l'énorme apport d'idées et d'information fourni par ce groupe d'auteurs, qui a partir de Matthew et culminant par des figures telles que Simpson, Darlington et Mayr, ont apporté une brillante contribution à la Zoogéographie, probablement la plus importante des années quarante et cinquante de notre siècle. Ce groupe n'a jamais prétendu constituer une école, avec l'unité de concepts que ce terme implique. Ils ont beaucoup en commun, cependant: ils n'acceptent pas l'influence des contacts gondwaniens sur les affinités biogéographiques de la faune actuelle, ce qui fait que l'hypothèse de l'existence du continent de Gondwana, ainsi que sa fragmentation et dérive postérieures, ne soit pas prise en compte dans leur argumentation paléogéographique; ils considerent que la distribution actuelle des continents peut expliquer *totalemt* le passé de la dispersion des groupes d'animaux actuels; et ce n'est pas la moins importante caractéristique, ils emploient les vertébrés comme sujets de leurs analyses zoogéographiques. Reig (1968) groupe ces auteurs sous la dénomination de *courant holarcticiste*.

Nous comprenons les désavantages de réunir sous une dénomination commune en ensemble de scientifiques, qui ont tous des contributions originales de première magnitude et qui ne suivent pas toujours les mêmes concepts (le plus hétérodoxe et peut-être plus brillant est Darlington). Il y a beaucoup en commun cependant, dans leurs raisonnements zoogéographiques et c'est justement quand nous essayons de mettre cela en relief que nous employons le terme de courant holarcticiste.

Etant donné que la famille Scarabaeidae est le groupe d'animaux duquel nous avons une expérience taxonomique directe, beaucoup de nos exemples sont basés sur ces coléoptères. Cela ne veut pas dire que nous essayons d'obtenir des conclusions dont la valeur soit limitée aux Scarabaeidae; ceux-ci figurent uniquement comme exemples illustratifs de phénomènes généraux.

Etant donné que nous prétendons exposer un ensemble d'hypothèses et déductions qui forment une théorie propre et tenant compte des limitations d'extension, nous nous voyons obligés d'employer un ton catégorique et synthétique et de réduire au minimum les exemples et les références bibliographiques. Nous nous en excusons d'avance. Le lecteur intéressé à connaître la littérature qui nous a servi d'appui, la trouvera, en grande partie, dans de récents travaux de synthèse: Udvardy (1969), Reig (1968), Rapoport (1968), qui complètent le traité classique de Darlington (1957) ainsi que son livre postérieur sur les faunes australes des continents du Sud (1965).

DEFINITION DE QUELQUES TERMES

La Zoogéographie est une science jeune, avec une terminologie en formation. Très souvent, les discussions se doivent à de simples différences sémantiques. Nous avons considéré opportun, pour cette raison, de préciser quel sens nous accordons à certains termes.

Faune. — *Ensemble d'animaux qui habitent une aire déterminée.* L'extension de l'aire est variable (d'une montagne à une région zoogéographique), mais elle devra toujours avoir des limites géographiques qui puissent être précisées. Les animaux qui intègrent une faune ne doivent, forcément, avoir ni une origine, ni une histoire biogéographique commune. Le fait de former une faune, indique uniquement qu'ils coexistent en un espace déterminé, dans un temps limité.

Horofaune et cenocron. — Le terme horofaune est proposé par Hobart M. Smith (1949: 220), celui de cenocron par Osvaldo Reig (1962; 1968: 218). Les deux sont, en grande partie, équivalents, quoique le deuxième comprenne aussi bien animaux que végétaux. Nous considérons comme horofaune ou cenocron *l'ensemble des organismes qui originés dans une aire déterminée, coexistent pendant un laps de temps prolongé, en ayant, pour cette raison, une histoire biogéographique commune.*

Cette définition n'implique pas un critérium restreint qui considère une origine absolument synchronique et sympatrique, mais suppose une évolution parallèle, sous les mêmes conditions biogéographiques: arrivée d'immigrants — compétition grands changements climatiques, possibilités d'immigration, etc. Et quant à l'aire commune d'origine, celle-ci n'est pas forcément le lieu où tous et chacun des groupes ont évolué, mais plutôt l'aire géographique où l'ensemble des éléments autochtones ainsi qu'immigrants s'intègre.

Une certaine différence de magnitude peut néanmoins être établie entre horofaune et cenocron. Smith emploie horofaune pour des ensembles plus grands, formés en aires des dimensions d'un continent et qui ont développé leurs caractéristiques à travers de millions d'années d'évolution conjointe. Nous employons le terme dans le même sens. Cenocron nous l'utilisons pour des ensembles plus sympatriques et synchroniques.

Région et sousrégion. — *Portions de la surface terrestre, géographiquement limitées, où habite une faune caractéristiques,* qui n'a pas forcément une origine, ni une histoire biogéographique commune, mais qui forme — dans l'actualité — un conglomeré distinct d'autres conglomerés équivalents.

Patron de dispersion. — Pour ce terme, que nous avons déjà employé dans des travaux antérieurs (Halffter, 1962; 1964a: 59-60; 1964b: 45-60; 1965: 5-7), nous proposons la définition suivante: *distribution actuelle d'un cenocron.* Ce n'est pas donc une simple moyenne

d'aires de dispersion, et non plus un terme à signification basiquement géographique, comme celui de région. C'est la forme qu'adoptent les aires de dispersion d'un ensemble d'animaux originé dans une partie déterminée de la terre, qui ont évolué ou immigré dans un même temps géologique et qui — dans des limites amples — sont soumis aux mêmes pressions écologiques.

ORIGINES DE LA FAUNE NEOTROPICALE

Enoncé du problème.

Même si quelques aspects permettent plus d'une interprétation, l'origine et la formation de la faune de l'Amérique du Nord présentent, dans leurs traits principaux, une perspective assez claire. En ce qui concerne les vertébrés, l'apport des successives immigrations procédant du Vieux Monde, avec l'établissement d'un échange inégal entre Eurasie et Amérique du Nord est évident; l'importance des éléments d'origine Sudaméricaine semble être moindre et limitée, dans son extension vers le Nord, au Sud des Etats Unis. Pour les insectes, la situation garde des ressemblances, mais l'apport des éléments Sudaméricains semble avoir été beaucoup plus grand en quantité et la importance de la pénétration vers le Nord supérieure. Il y a eu en effet deux grandes vagues migratoires: une première qui constitue l'élément ancien d'origine Sudaméricaine, pré-éocène, de la Zone de Transition Méxicaine (c'est à dire ce que nous avons nommé Patron de Dispersion dans le Haut Plateau), et une deuxième, moderne qui pénétra en Amérique du Nord depuis la fin du Pliocène. La pénétration de cet élément moderne est restreinte à la partie Sud des Etats Unis, de même que pour les vertébrés qui commencèrent à se répandre vers le Nord à la même époque.

Les diverses théories élaborées pour expliquer l'origine de la faune Sudaméricaine, présentent des différences marquées. On a beaucoup écrit sur l'origine des éléments anciens qui forment partie de cette faune, origine qui demeure obscure. Les principaux points de discussion sont:

1) Origine géographique des groupes d'immigrants. Routes qu'ils ont suivies pour arriver en Amérique du Sud. En d'autres mots d'où les grands groupes d'animaux tirent-ils leur origine et comment sont-ils arrivés en Amérique du Sud (et, très souvent aussi, à quelle époque)?

2) Importance de l'élément évolué "in situ" en Amérique du Sud. Y a-t-il des grands troncs faunistiques qui aient leur origine en Amérique du Sud et qui ne soient donc pas de simples dérivés des groupes du Vieux Continent, immigrés à partir de celui-ci et développés en des conditions d'isolement?

3) Est-ce que tous les vertébrés présentent les mêmes patrons d'immigration et évolution postérieure en isolement, qui ont été établis pour les mammifères?

Les diverses hypothèses formulées afin de répondre à ces questions ainsi qu'à d'autres qui en découlent, peuvent être groupées en trois ensembles, dont l'exposition synthétique est la suivante:

Courant holarcticiste. — La faune Sudaméricaine s'est formée, basiquement, à partir d'immigrants du Vieux Monde, qui sont arrivés en Amérique du Sud via l'Amérique du Nord et l'Amérique Centrale et ont évolué pendant de longues périodes géologiques en des conditions d'isolement, ce qui a déterminé ses caractéristiques très particulières. L'Ecole holarcticiste construit une théorie zoogéographique très convaincante, car elle s'appuie sur les distributions des animaux actuels et fossiles, ainsi que sur des schèmes évolutifs et géologiques bien définis et, dans la plupart des cas, basés sur des preuves abondantes. D'autre part, elle a quelques graves limitations, parmi lesquelles celle de s'appuyer exclusivement sur la distributions des vertébrés, mammifères et oiseaux surtout.

Les auteurs qui suivent ce courant n'analysent pratiquement pas (avec la remarquable exception de Darlington, 1965) les possibilités et problèmes que pose la distribution des groupes

plus anciens, comme celui des insectes. Ils assument, d'autre part, comme un véritable "Acte de Foi", que la géographie de la Terre est restée la même depuis les temps mésozoïques, souffrant uniquement les modifications dues à des regressions ou transgressions marines.

Selon le courant holarcticiste la présence en Amérique du Sud de groupes qui se trouvent aussi en Afrique et Australie et qui manquent dans l'Hémisphère Nord, s'explique comme une distribution relictuelle. Il s'agirait, de ce qui a survécu des distributions plus étendues, provenant des centres holarctiques (que Darlington, 1957, place dans les tropiques du Vieux Monde). Les auteurs qui suivent cette position excluent la possible existence des anciennes routes d'émigration directe entre les terres de l'Hémisphère Sud, avec répercussion sur la distribution des animaux actuels. Ils rejettent les terres australes (Australie, Nouvelle-Zélande, Afrique du Sud et Amérique du Sud) comme centres primaires d'évolution des groupes zoologiques, ou leur accordent une importance secondaire.

Ces idées furent exprimées comme une théorie dans l'oeuvre de Matthew, "Climate and Evolution" (1915) et développées ensuite par une série de brillants biologistes: Dunn, Simpson, Noble, Schmidt, Darlington, etc.

À prépondérance australe pour la faune Sudaméricaine. — Un autre genre d'interprétation, opposé au courant holarcticiste, suppose, pour la faune Sudaméricaine, une origine et des affinités hétérogènes, à prépondérance australe. Sans exclure les immigrations d'origine holarctique, elles accordent une importance spéciale à l'évolution "in situ" des groupes autochtones, ainsi qu'à la migration à travers les routes australes directes. Celles-ci représentent, pour quelques auteurs, des ponts intercontinentaux (proposés sans bases ni argumentations géologiques et géophysiques). Pour d'autres ces migrations auraient été faites possibles soit grâce aux anciens contacts entre les continents du Sud, en supposant l'existence d'un conglomérat continental austral primitif, ou Gondwana, soit à des routes antarctiques, avec un arrangement géographique pas très différent de l'actuel, mais dans des conditions climatiques beaucoup plus benignes durant le Mésozoïque et le Cénozoïque Inférieur et Moyen.

La plupart des auteurs qui ont soutenu la possibilité des migrations australes directes ont travaillé sur des arthropodes (insectes surtout), d'autres invertébrés, ou bien des vertébrés fossiles du Permien et Mésozoïque, c'est à dire des groupes zoologiques anciens. Selon eux, l'existence d'un nombreux ensemble de groupes d'animaux partagés entre l'Amérique du Sud et d'autres terres australes, à l'exclusion de l'Hémisphère Nord, serait la conséquence d'une origine et distribution australe et non d'un reste périphérique d'une grande distribution holarctique.

Il ne convient pas de considérer dans un seul ensemble théorique tous les auteurs qui ont supposé l'existence de migrations directes entre les terres du Sud. *Il n'y a rien en commun* en effet entre ceux qui tracent joyeusement des très longs ponts interocéaniques pour expliquer le partage d'un taxon entre deux continents et ceux qui, se basant sur des données géologiques, paléontologiques et biogéographiques, ont proposé la distribution gondwanienne des groupes australes, ou bien ont soutenu la migration à travers les terres antarctiques en des conditions climatiques différentes des actuelles.

La Théorie de Synthèse. — Un troisième type d'énoncé théorique, pour expliquer l'origine des faunes Sudaméricaines, surgit de la confrontation et la synthèse des deux positions antérieures. De certaine manière, quelques auteurs des groupes précédemment mentionnés ont été moins catégoriques et ont ouvert la possibilité à des concepts d'un autre genre. Cependant, même des auteurs d'esprit plus ouvert (Darlington, surtout 1965; en est le meilleur exemple dans le cadre de courant holarcticiste), n'ont pas essayé de faire une synthèse entre les deux positions. Cette synthèse est indispensable, étant donné que les théories d'un et d'autre groupe expliquent des faits différents que nous ne considérons d'aucune manière comme s'excluant réciproquement, si l'on fixe les limites (de temps géologique surtout) dans lesquelles ils sont

acceptés, et considère l'avance des connaissances géophysiques et géologiques sur la Gondwana et la dérive continentale.

Lors de travaux antérieurs (1964a, 1964b, 1965), nous avons établi la possibilité de cette synthèse. Les raisonnements antérieurs, basés sur les contrastes que montre la Zone de Transition Méxicaine entre la distribution des vertébrés (principalement mammifères) et celle des insectes, ainsi que les évidences qui indiquent la présence de cenocrons différents⁴ et les affinités gondwaniennes d'une partie considérable des insectes sudaméricains, sont amplifiés dans la théorie que nous proposons dans ce travail. Celui-ci représente en effet une continuation, avec plus d'éléments, de la position maintenue depuis 1964.

Dans les travaux mentionnés, nous avons déjà soutenu qu'on ne doit pas établir une contreposition, sinon au contraire une complémentarité, entre la distribution gondwaniennne de groupes anciens et l'origine à partir d'émigrants holarctiques d'une bonne partie des vertébrés sudaméricains. Les deux phénomènes biogéographiques correspondent à des temps géologiques et à des conditions paléogéographiques différents et affectent des ensembles faunistiques (horofaunes) différents aussi. Les possibilités d'émigration par des routes gondwaniennes sont restreintes à des groupes d'animaux dispersés au plus tard au Crétacé ou Cénozoïque Inférieur (les possibilités de dispersion restent ouvertes pour les routes de l'extrême Sud jusqu'à l'Eocène, mais avec beaucoup de difficultés à cause des conditions paléoclimatiques qui permettent, à cette époque, uniquement les migrations des animaux de climat tempéré-froid). Les explications du genre gondwanien résultent en absurdités pour les animaux plus modernes (post-eocéniques), pour lesquels la distribution de restes fossiles et l'histoire évolutive fait penser à une origine à partir de la masse continentale du Vieux Monde et à une émigration postérieure vers les continents du Sud, via l'Amérique du Nord et l'Amérique Centrale dans le cas de l'Amérique du Sud.

Un autre essai de synthèse est celui d'Osvaldo Reig, dans un excellent travail publié en 1968, qui analyse le peuplement en vertébrés tétrapodes de l'Amérique du Sud. Nous utilisons beaucoup ces données dans la présentation qui suit de notre théorie.

D'autres auteurs qui tendent vers une position de synthèse sont Udvardy, dans les aspects historiques de son livre "Dynamic Zoogéography" (1969) et Rapoport (1968).

Exposition de la Théorie de Synthèse.

1. Jusqu'au Jurassique Moyen évolue en Amérique du Sud une faune éminemment gondwaniennne.

Quelques groupes de vertébrés tétrapodes: Chélydridés, Pipidés, Leptodactylidés, que les auteurs du courant holarcticiste considèrent comme arrivés en Amérique du Sud via l'Amérique du Nord, à partir des tropiques du Vieux Monde, font peut-être partie de cette faune gondwaniennne (Reig, 1968).

Il y a de nombreux groupes parmi les insectes qui présentent actuellement des aires de dispersion qui pourraient s'expliquer de la meilleure façon en considérant une distribution gondwaniennne ancienne (voir les références des différents travaux dans Rapoport, 1968). Ces

4. Dans le Haut Plateau Méxicain, par exemple, se trouvent des groupes d'insectes d'origine sudaméricaine ancienne qui ont souffert une évolution secondaire "in situ", joints à une faune de vertébrés formée par des éléments des Horofaunes Anciennes du Nord et spécialement Holarctiques (dans le sens de Dunn, 1931, et Smith, 1949), c'est à dire des vertébrés dont l'origine évolutive se place au Vieux Monde, et qui ont émigré vers l'Amérique du Nord, quelques uns à la moitié, d'autres vers la fin du Cénozoïque.

insectes montrent des affinités gondwaniennes à niveau de tribu ou soustribu et présentent des genres différents dans les continents du Sud, ou une partie de ceux-ci.

En Amérique, les groupes que nous considérons comme ayant une distribution gondwaniennne manquent généralement dans le continent du Nord. Quand ils existent (ce phénomène sera discuté en détail en ce qui suit), leur présence peut s'expliquer facilement comme conséquence d'une, ou des deux grandes expansions de l'entomofaune sudaméricaine vers le Nord: l'ancienne, pré-éocène ou l'actuelle, fin Pliocène-commencement du Pléistocène jusqu'à nos jours.

En général, le manque (sauf expansions secondaires qui ont laissé quelques restes fossiles ou ont influencé en petite mesure la composition de la faune actuelle) de groupes gondwaniens dans les grandes masses continentales du Nord, est accompagné d'un développement parallèle des groupes holarctiques, écologiquement similaires et qui à l'occasion se sont étendus vers les continents du Sud. Ainsi, en Afrique, et, un peu moins, en Inde, ces groupes holarctiques ont eu un large développement et ont décimé les groupes gondwaniens, qui présentent actuellement des représentants rares et épars. La pénétration beaucoup plus réduite ou nulle, des groupes d'origine holarctique en Amérique du Sud et Australie, est une des raisons qui explique la plus grande richesse actuelle des éléments gondwaniens dans ces régions. Dans le cas de l'Amérique du Sud, ce continent a été même le lieu d'évolution des éléments qui ont envahi le Nord.

Dans notre exemple de groupe, la sousfamille Scarabaeinae, les tribus les plus importantes, Coprini et Scarabaeini, présentent des sous-tribus clairement gondwaniennes (Dichotomina et Canthonina) et des sous-tribus écologiquement équivalentes, développées dans le Nord, à présent dominantes dans les tropiques du Vieux Monde, comprenant l'Afrique et l'Inde, comme Coprina et Scarabaeina (voir une analyse dans l'Appendice 1). Le remplacement est marqué: les Coprina prennent, aux tropiques du Vieux Monde le rôle des Dichotomina, et les Scarabaeina celui des Canthonina. Il y a quelques Dichotomina et Canthonina en Afrique, mais qui sont surpassés par une faune dominante des sous-tribus propres des tropiques du Vieux Monde. De façon un peu moins marquée, le même phénomène se répète dans l'Inde.

Il est important de signaler deux points en relation avec les Scarabaeinae gondwaniens de l'Amérique du Sud: a) Il existe plusieurs sous-tribus exclusivement américaines (Eucraniina, Phanaeina, etc. et la tribu Eurysternini) dont l'origine et les affinités semblent être clairement gondwaniennes; un phénomène d'égale importance ne peut se signaler pour cette sous-famille dans aucun des autres continents du Sud. Il peut être vrai aussi que, dans le cas de l'Australie et des Îles du Pacifique, nous avons des défauts sérieux dans la connaissance faunistique, qui quand ils seront réparés démontreront peut-être l'existence de groupes gondwaniens restreints; b) Le deuxième phénomène intéressant, en relation avec la faune sudaméricaine gondwaniennne de Scarabaeinae, est que tous les groupes importants ont participé dans les deux (Canthonina, Phanaeina, etc.) ou seulement dans la plus moderne (Dichotomina) des expansions vers le Nord; ces groupes ont donc des représentants (à niveaux de groupes d'espèces et même d'espèces vicariantes ou partagées) dans la Zone de Transition Mexicaine et, en certains cas, aux États Unis. Il faut préciser néanmoins que les genres qui parviennent à avoir un véritable succès plus loin que le Sud-Est de ce pays sont limités, et que l'origine de la ligne d'espèces ou de l'espèce peut toujours clairement être établie.

Un point essentiel pour admettre l'origine gondwaniennne des aires de dispersion discontinues, que nous avons signalé pour les sous-tribus de Scarabaeinae et qui se répètent dans beaucoup d'autres groupes d'insectes, consiste en ce que les caractéristiques de ces sous-tribus aient déjà existé chez les prédécesseurs qui vécurent durant le Jurassique Moyen. Ceci représente un point critique: pour que la distribution gondwaniennne, de la façon dont nous la postulons, puisse être certaine, il est nécessaire que les ancêtres jurassiques des sous-tribus (ou autres groupes taxonomiques) qui montrent actuellement cette distribution, eussent été suffisamment dif-

férentiés au Jurassique Moyen et que leurs caractéristiques essentielles se fussent déjà définies, pour ainsi expliquer leur présence chez les survivants actuels.

Chez les Scarabaeinae, il n'y a rien à notre connaissance contre cette possibilité. Plusieurs indications, et particulièrement celles dérivées de l'étude des nids fossils trouvés en Amérique du Sud, signalent comme possible l'existence, au Jurassique Moyen, d'un ensemble de formes ancestrales, avec les caractères sous-tribaux déjà établis, de telle manière qu'après la fragmentation de la distribution du groupe, ces caractères se maintinssent chez les différents genres développés dans chacun des fragments de la Gondwanie. Dans l'Appendice 2, nous présentons une brève discussion sur l'ancienneté des Coleoptères et, spécialement, des Scarabaeinae, qui aide à faire comprendre notre position.

2. Quoiqu'il existe des groupes qui aient une distribution gondwanienne générale, on peut considérer qu'il y a plus d'affinités entre, d'une part les faune Guyano-Brésilienne et Africaine, et d'autre part celles de l'extrême Sud de l'Amérique du Sud et de l'Australie.

Ces affinités sont évidentes, mais doivent être maniées avec précaution, car il y a eu, en Amérique du Sud, des cycles très complexes d'expansion qui ont amené les éléments Guyano-Brésiliens à émigrer vers le Nord du continent aussi bien que vers le Sud, en Patagonie, tandis que les éléments de l'extrême austral — Australie (que nous appellerons Paléantarctiques adoptant le terme proposé par Jeannel, quoique non forcément toutes ses explications) s'étendaient vers le Nord à travers la chaîne des Andes. Le schème est compliqué, parce que lignes d'origine Guyano-Brésilienne, avec une radiation secondaire en Patagonie, ont des espèces qui remontent aussi vers le Nord suivant les montagnes andines. Nous pouvons donc déduire que cette expansion vers le Nord (par les Andes) des éléments australs est un phénomène relativement récent et non exclusif des lignes paléantarctiques.

La contigüité géologique (bien prouvée entre le Dévonien et le Triassique) entre l'Afrique et les massifs de la Guyane et Brésil, a permis un large échange de groupes anciens.⁵ La fissure qui initie la séparation de l'Afrique et de l'Amérique du Sud apparaît, vraisemblablement, au Nord de l'Afrique Occidentale vers la moitié du Triassique, se prolongeant lentement vers le Sud pour compléter la séparation au Crétacé. Jusqu'à cette période on peut supposer qu'un large échange ait pu avoir lieu, avec des difficultés croissantes, entre l'Afrique et les massifs américains de la Guyane et du Brésil. Les contacts paléantarctiques se prolongent, possiblement, plus longtemps.

3. Depuis le Jurassique Moyen jusqu'à la fin du Crétacé et, très possiblement, jusqu'à plus tard, il existait une certaine connection qui a permis l'échange faunistique entre le Sud de l'Amérique du Sud, l'Antarctide, la Nouvelle Zélande et l'Australie, à l'exclusion de l'Afrique et de l'Inde.

Les vertébrés tétrapodes, dont la distribution peut avoir été établie en ces circonstances, sont très bien analysés par Reig. Les insectes qui correspondent au schème paleogéographique ébauché représentent les lignes paléantarctiques (voir une série d'exemples en Halffter, 1964: 61-62). Ces lignes illustrent les affinités biogéographiques entre la Terre de Feu, les forêts du Sud des Andes et Sud du Chili, la Nouvelle Zélande, la Tasmanie et le Sud de l'Australie, en

5. Jeannel (1961) donne une relation d'exemples de lignes africano-brésiliennes chez les Caraboidea (pages. 66-74) et les Pselaphidae (75-88). De même que pour d'autres études du grand entomologiste français, nous ne pouvons pas partager son ton catégorique et la sécurité avec laquelle il situe l'émigration et l'évolution de chaque groupe. Il y a cependant dans la liste d'exemples qu'il donne, une bonne base pour une analyse détaillée — en considérant particulièrement les affinités taxonomiques — qui permettra de préciser si tous les exemples correspondent réellement à de vieux groupes africano-brésiliens.

telle forme que, si l'on tient compte de l'ensemble de la flore et de la faune anciennes, elles fournissent une explication plus complète que celle proposée par Darlington (1965) qui implique une origine septentrionale, émigration vers les continents du Sud et survivance relictuelle aux extrêmes Sud de ces continents. Ici, comme en beaucoup d'autres cas, le refus d'admettre les dispersions gondwaniennes amène les auteurs du courant holarcticiste à des hypothèses qui font accepter trop des considérations sans preuves, c'est à dire à prendre justement la position qu'ils reprochent aux auteurs pro-gondwaniens des années quarante et cinquante, à Jeannel spécialement.

L'existence de lignes paléantarctiques et l'isolement relatif de la partie Sud du continent Américain, ont une evidence additionnelle au manque presque total au Sud de la Patagonie et du Chili de la plupart des groupes néotropicaux, originés dans les massifs de la Guyane et du Brésil. Les lignages paléantarctiques correspondent à des lignes adaptées aux conditions de climat froid. Selon Köppen et Wegener, la position occupée par le Pôle vers la fin du Mésozoïque plaçait le sud de l'Amérique, l'Antarctide Occidentale et l'Australie, entre 60° et 70° de latitude, ce qui rendait difficile, mais non impossible, les migrations des lignes adaptées à un climat sous-polaire ou très froid. Etant donné que le groupe choisi comme exemple, les Scarabaeinae, est composé d'insectes essentiellement tropicaux ou de climats tempéré-chauds, il n'offre pas de véritables exemples de dispersion paléantarctique. Au contraire, les lignes Guyano-brésiliennes s'étendent vers le Sud. Ainsi, *Scybalophagus* est un *Canthonina* clairement dérivé de *Canthon* (genre dominant en Amérique du Sud tropicale, Amérique Centrale et Mexique, avec espèces et genres très ressemblants aux Etats Unis). *Scybalophagus* présente 4 espèces, répandues du centre-Nord de l'Argentine jusqu'en Patagonie, où il arrive aux 50° de latitude Sud, l'extrême le plus austral atteint par un Scarabaeinae. Une cinquième espèce s'étend du Nord-Est de l'Argentine jusqu'au Haut Plateau Péruvien, suivant les prairies des landes andines ("páramo andino"), toujours au-dessus des 3000 m, jusqu'à des altitudes extrêmes à 4400 et 4900 m (Halffter et Martinez, 1968: 257-258). Il s'agit donc dans cet exemple d'un genre dérivé d'un ensemble (*Canthon* et genres semblables) néotropical de type Guyano-Brésilien, appartenant à une sous-tribu gondwanienne (*Canthonina*); ce genre ayant comme centre de diversification l'Argentine s'est répandu très au Sud de la Patagonie d'un côté, en remontant d'autre côté, vers le Nord à travers les landes des Andes.

Ringuelet a déjà noté, en parlant de l'ichtyofaune, cette division de la faune néotropical en patagonique et brésilienne. Il considère la troisième faune, ou andine, comme dérivée de la brésilienne et insiste sur sa pauvreté. Chez les insectes nous trouvons une forte similitude, comme nous l'avons déjà signalé dans l'exemple antérieur.

Les différences qu'on trouve, depuis le Mésozoïque, entre la faune patagonique et la guyano-brésilienne, indiquent non seulement leur différentes affinités: paléantarctiques et avec l'Afrique respectivement, mais signalent aussi un type de barrière qui empêcha le libre échange faunistique. Cette barrière peut avoir été plutôt écologique que géographique, mais beaucoup d'évidences semblent signaler un certain isolement de l'extrême Sud du continent. Les Andes du Sud et l'extrême Sud des steppes de l'Argentine sont plutôt des zones de soustraction faunistique (employant le terme dans le sens de Darlington) que de transition entre les insectes guyano-brésiliens et les paléantarctiques de l'extrême Sud du continent. Actuellement, le principal facteur de soustraction est climatique; le froid pour les formes tropicales guyano-brésiliennes, le défaut d'humidité pour les formes de climat froid-humide de l'extrême Sud. Ces barrières expliquent le manque d'éléments typiquement néotropicaux dans l'extrême Sud du Chili et de l'Argentine, et l'affinité très marquée que conservent beaucoup des groupes primitifs de ces terres australes avec l'Australie et la Nouvelle Zélande. Sans cette barrière, à présent climatique, dans le passé peut-être climatique-géographique, la fusion des deux grands groupes anciens de la faune néotropical aurait été plus complète.

4. Depuis le Jurassique Moyen, où nous commençons notre analyse, jusqu'à la fin du Crétacé, l'Amérique du Sud, recevait via l'Amérique Centrale, des apports très anciens de l'Amérique du Nord.

En relation aux vertébrés, Reig (1968) considère qu'entre le Crétacé Moyen Supérieur et le Paléocène un groupe de vertébrés d'origine holarctique émigré de l'Amérique du Nord vers l'Amérique du Sud: Condylarthres, crocodiles Mésosuchiens, Sebecosuchiens et Eusuchiens, peut-être Iguanidés et Gekkonidés, Pélomédusidés. Ces éléments s'intègrent à ceux, qui avaient évolué "in situ" ou d'origine gondwanienne. Les cenocrons les plus modernes de ces émigrants septentrionaux anciens constituent l'Horofaune Sudaméricaine de Dunn et Smith.

Sur ce qui concerne les insectes, ces immigrants anciens (Triassique-Paléocène) procédants du Nord, constituent un pourcentage bas mais important de l'entomofaune néotropicale. Ils forment ce que nous avons appelé (Halffter, 1964: 58-59, 79-82) Patron de Dispersion Paléo-américain, constitué par des éléments d'origine septentrional largement distribués en Amérique du Nord, la Zone de Transition Mexicaine, le Sud de l'Amérique Centrale et, beaucoup moins, en Amérique du Sud. Dans la Zone de Transition, ces éléments ne sont pas restreints aux montagnes, comme il arrive pour la plupart des insectes de pénétration postpliocénique. Dans la Zone de Transition et le Sud de l'Amérique Centrale ils montrent une diversification aussi bien écologique que géographique, qui se manifeste dans l'existence d'un nombre assez élevé d'espèces.

Dans notre groupe-exemple, le Patron Paléoaméricain est suivi par des genres (appartenant à des sous-tribus du Vieux Monde) qui tendent à être cosmopolites, quoiqu'avec une richesse plus grande aux tropiques du Vieux Monde — *Copris* et *Onthophagus* sont des exemples. Nous groupons dans le même patron des distributions beaucoup plus restreintes — aussi bien en Amérique qu'à niveau mondial — mais qui suivent les mêmes modèles dans leur origine et formation (voir exemples dans l'Appendice 1).

Il y a une grande différence, en ce qui concerne leurs aires de dispersion dans la Zone de Transition Mexicaine, entre les émigrants modernes d'origine holarctique et les genres qui suivent le patron paléoaméricain, étant donné que ces derniers — de pénétration très ancienne — sont distribués dans la Zone de Transition sans restrictions écologiques, c'est à dire, n'étant pas limités à la partie haute des systèmes orographiques mexicains et du Nord de l'Amérique Centrale. D'autre part, ils peuvent présenter des endémismes et des aires relictives aux Antilles, dans la Zone de Transition et, parfois, même en Amérique du Sud qui s'expliquent uniquement en tenant compte de leur ancienneté.

5. Reig (1968) suppose que l'échange entre l'Amérique du Nord et celle du Sud fut plus facile et plus intense entre le Jurassique Moyen et le Crétacé Supérieur, quoiqu'un certain échange ait pu continuer aussi pendant le Crétacé Supérieur et le Paléocène.

6. On a supposé que l'Amérique du Sud s'est consolidée comme continent durant l'Oligocène. H. von Ihering proposa les noms d'Archiguyane, Archibrésil et Archiplata pour les noyaux géologiques plus anciens. A l'Archiplata correspondaient les contacts paléantarctiques, aux deux autres massifs (qui formaient primitivement un seul) les contacts avec l'Afrique.

On a supposé qu'au Crétacé l'actuel bassin de l'Amazonie était occupé par une mer épicontinentale qui divisait l'ancien massif brésilien en deux: Archiguyane et Archibrésil. Ces deux parties ont continué à être partiellement isolées jusqu'à l'Eocène. Plus tard, la consolidation définitive du continent Sudaméricain a uni les trois massifs.

Il est très important de signaler que l'Archibrésil et, très spécialement l'Archiguyane, ont eu depuis le Mésozoïque un climat tropical, sans fortes oscillations. Ceci a permis la persistance et l'évolution d'une faune tropicale qui s'est étendue à partir de ces massifs au reste de la Région Néotropicale et a envahi deux fois une partie de l'actuelle Région Néarctique.

7. Résumant les points antérieurs, les points 1 et 2 supposent l'existence de contacts entre les continents du Sud, contacts qui peuvent se présenter seulement si le continent primitif

de Gondwana a existé, comme voie de dispersion et d'échange entre les faunes australes terrestres depuis le Paléozoïque jusqu'au Crétacé (selon Hurley, 1968, les sédiments plus modernes communs pour l'Amérique du Sud et l'Afrique sont du Crétacé, et beaucoup d'autres évidences, comme le fait que les plus anciens fonds atlantiques trouvés appartenissent au Crétacé, permettent de supposer qu'en cette période il y avait encore des possibilités d'échange faunistique). (Fig. 1).



Fig. 1. Relations faunistiques de l'Amérique du Sud à la fin du Mésozoïque - Paléocène.

Les distributions de type strictement paléantarctique tendent aussi à appuyer l'existence de Gondwana, quoique dans ces cas on puisse postuler comme alternative des routes d'émigration transantarctiques en des conditions géographiques pas très différentes aux actuelles, mais avec un climat plus doux, quoique froid. Entre l'un et l'autre postulat il n'y a réellement pas de différence profonde car, quand nous parlons de contacts continentaux gondwaniens, nous ne pensons pas forcément en une contiguïté absolue des blocs continentaux.

Par rapport à la composition faunistique, nous considérons qu'entre la fin du Mésozoïque et le Paléocène il existait en Amérique du Sud une faune qui comprenait: a) Des éléments gondwaniens très anciens, avec une large distribution extra-américaine dans les diverses portions du conglomérat primitif. b) Des éléments gondwaniens partagés principalement

avec l'Afrique et distribués en Amérique dans les massifs de la Guyane et du Brésil⁶ (lignes gondwaniennes occidentales ou inabrésiennes selon la terminologie de Jeannel). c) Des éléments de possible origine gondwanienne, mais avec des caractéristiques autochtones, évolués principalement dans les massifs de la Guyane et du Brésil. d) Des éléments gondwaniens paléantarctiques, dominants dans les terres froides du Sud. e) Des éléments d'origine Nordaméricaine, qui ont des affinités (non gondwaniennes) avec la faune du Vieux Monde: insectes qui correspondent au Patron de Dispersion Paléoaмерикain, vertébrés de l'Horofaune Sudaméricaine.

Dans l'ensemble des insectes, d'après ce que l'entomofaune arrivée jusqu'à nos jours nous permet d'inférer les éléments gondwaniens dominaient de façon très marqué. Parmi les vertébrés, il y avait un mélange d'éléments gondwaniens et septentrionaux, ou prédominaient les derniers.

En revenant aux insectes, cette ancienne faune Sudaméricaine, formée par des apports de plusieurs origines et contenant certainement un fort élément autochtone, évolua conjointement – pour former ce que nous avons défini comme une horofaune – et reçut au long du Cénozoïque et même pendant le Pléistocène récent relativement peu d'apports externes. C'est elle qui allait affecter profondément, au contraire, l'entomofaune de la Zone de Transition Mexicaine et même du Sud de la région Néarctique.

Rapoport (1968: 61-62), nous donne une idée numérique de l'importance de l'entomofaune néotropicale. Selon cet auteur, la région Néotropicale occupe plus ou moins le 14.4% du total des terres émergées; tenant compte des genres d'insectes considérés par Handlirsch, elle est d'une richesse supérieure à celle de n'importe quelle autre région: à peu près le 22% du total des genres. Nous supposons que ce pourcentage est inférieur au réel, étant donné que l'entomofaune néotropicale – pas encore complètement connue – présentait de grandes lacunes à l'époque de la publication de l'oeuvre de Handlirsch.

8. Entre la fin du Mésozoïque et le Paléocène, deux grands mouvements s'effectuèrent: a) L'émigration Nord-Sud de l'Horofaune Sudaméricaine (vertébrés), accompagnée par un nombre d'insectes relativement réduit (groupes de dispersion Paléoaмерикaine). Ces émigrants pénètrent en Amérique du Nord par Behring et se répandent vers l'Amérique du Sud à travers l'Amérique Centrale. b) L'émigration en sens inverse d'un grand nombre d'insectes et probablement de quelques vertébrés. Les insectes correspondent à l'entomofaune dont nous avons synthétisée la formation au point 7. Elle comprend spécialement des éléments présents dans le massif brésilien, ainsi que des éléments paléantarctiques qui ont dû traverser avec difficulté la barrière du climat tropical.

Si Reig a raison, en contreposition avec les idées du courant holarcticist et très spécialement celles de Simpson, les vertébrés d'origine septentrionale qui sont arrivés en Amérique du Sud vers la fin du Mésozoïque et le commencement du Cénozoïque furent relativement rares. Cela rendrait plus semblable l'évolution des faunes des vertébrés et des insectes dans ce laps de temps. Par contre, l'invasion des insectes sudaméricains vers le Nord, a compris beaucoup de groupes, pour les raisons qu'on signale au point 9.

9. On suppose que la raison principale du succès de l'Horofaune Holartique (qui forme la grande émigration en Amérique du Sud de vertébrés d'origine septentrionale, vers la fin du Cénozoïque-Récent) réside en ce que les groupes qui la composaient avaient évolué principalement dans les centres qui, pendant le Cénozoïque, avaient agi comme principales aires

6. L'existence de ces massifs précambrien, confirmée par la distribution des cratons (voir Hurley, 1968) est un fait géologique, indépendamment de ce que les hypothèses proposées par von Ihering pour expliquer l'isolement entre les deux massifs et la consolidation postérieure du continent, soient totalement acceptées ou non.

d'évolution des vertébrés: les tropiques du Vieux Monde. Dans cette aire, immense et variée, les groupes dominants se sont développés (voir l'explication du procès en Darlington, 1957). Les mêmes raisons qui peuvent être invoqués pour expliquer le développement des vertébrés dominants aux tropiques du Vieux Monde et leur succès dans la compétition avec les groupes originés en d'autres aires, peuvent s'appliquer à l'entomofaune Sudaméricaine de la fin du Mésozoïque au Paléocène. Les insectes qui la formaient étaient nombreux et dominants, évolués dans une grande aire: le continent de Gondwana.

10. Pour fixer l'époque où eut lieu l'émigration des éléments sudaméricains vers le Nord, les patrons de dispersion qui suivent ces éléments dans la Zone de Transition Méxicaine et en Amérique du Nord sont très utiles.

Pendant le Triassique et le Jurassique Inférieur le contact, quoique intermittent, existait entre l'Amérique du Sud et l'Amérique du Nord. Il est possible que quelques éléments très primitifs aient émigré pendant ce temps là. Mais les groupes qui nous intéressent, c'est à dire ceux qui à niveau générique caractérisent actuellement la Région Néotropicale et se trouvent au même temps dans le Haut Plateau Méxicain et parfois aux Etats Unis, *ne doivent pas avoir émigré avant le Jurassique Moyen – Crétacé.*

Nous comprenons que cette hypothèse n'est qu'une supposition, mais c'est entre le Jurassique Moyen et le Crétacé que s'intégrait l'entomofaune néotropicale avec les différents éléments que nous avons signalé dans des points antérieurs. Et l'horofaune des insectes qui s'est déplacé vers le Nord comprend une large représentation de l'actuelle entomofaune néotropicale, ce qui offre un argument important pour supposer que le déplacement ait eu lieu quand cette entomofaune était déjà formée (naturellement dans ces éléments anciens) ou dans les dernières étapes du processus d'intégration.

D'autre part, ils sont genres et non groupes à niveau de tribu ou sous-tribu, comme il arrive quand les affinités gondwaniennes sont analysées, lesquels par leur présence partagée en Amérique du Sud et dans le Haut Plateau Mexicain nous donnent l'évidence du mouvement migratoire que nous commentons. Genres ou ensembles à un niveau immédiatement supérieur ou générique, qui étaient déjà différenciés au moment de la migration. Cette supposition signale aussi le Crétacé comme l'époque plus ancienne.

Un argument complémentaire nous est offert par le degré de différenciation que ces émigrants atteignent au Mexique et aux Etats Unis, en comparaison avec les éléments qui restent et évoluent en Amérique du Sud. Les différences que nous trouvons sont généralement à niveau de groupes d'espèces, quelquefois à niveau générique, et celui-ci est le degré de différence lequel nous pouvons attendre ait eu lieu pendant le Cénozoïc chez une bonne partie des groupes d'insectes.

Il résulte de l'antérieure argumentation que l'époque probable la plus ancienne de l'émigration vers le Nord des insectes Sudaméricains soit du Crétacé au Paléocène.

Il nous reste à déterminer la limite supérieure du laps de temps où l'expansion ait pu avoir lieu. Qu'est-ce qui détermine cette limite supérieure? Le principal argument est donné par l'*interruption du pont Centre-Américain*, phénomène qui commencé pendant l'Eocène et dure jusqu'au Pliocène.

L'émigration du Sud au Nord, dont nous faisons référence, et à laquelle se doivent les éléments sudaméricains anciens du Haut Plateau et des Etats Unis, ne peut pas avoir eu lieu après la fin du Pliocène quand le pont Centre-Américain se trouve de nouveau ouvert, pour deux raisons: 1) En accord avec les arguments exposés plus haut, si l'émigration des insectes Sudaméricains s'était effectuée dans n'importe quelle époque postérieure au Miocène, le Haut Plateau Méxicain n'aurait pas été colonisé en forme massive, comme il l'a été. 2) En supposant une émigration post-pliocénique le temps écoulé ne suffit pas à expliquer le degré de différence taxonomique qu'il y a entre les espèces du Haut Plateau et des Etats Unis et leurs équivalents

sudaméricains.

Il reste donc, comme limite supérieure de temps plus probable pour la grande émigration de l'entomofaune Sudaméricaine, l'Eocène. Comme hypothèse solidement basée *nous pouvons considérer que le mouvement migratoire Sud-Nord eut lieu entre le Jurassique Moyen, et beaucoup plus probablement entre le Crétacé et la fin du Paléocène.*

Pour quelles raisons la composition de l'entomofaune du Haut Plateau aide-t-elle à fixer la limite supérieure du laps de temps où aurait l'émigration pu avoir lieu?

L'évidence principale de cette émigration consiste en l'existence dans le Haut Plateau Mexicain, avec prolongation aux Etats Unis, des espèces propres mais congénériques (ou de genres similaires) aux éléments Sudaméricains. Pour que cette grande aire du Sud de l'Amérique du Nord puisse avoir été colonisée, comme elle le fut, en forme massive, l'existence de conditions physiographiques — mais surtout écologiques — différents aux actuelles était nécessaire. Cette colonisation n'aurait pas pu avoir lieu sous les conditions actuelles. Il ne faut pas oublier que les caractéristiques écologiques et physiographiques que nous trouvons à présent sont celles qui déterminent la barrière entre les régions Néarctique et Néotropicale de la Zoogéographie classique. Que cette barrière soit dépassée dans les deux sens, par un certain nombre d'espèces, n'invalide pas le fait beaucoup plus intéressant qu'elle soit actuellement une vraie limite faunistique, maintenue comme telle par les profondes différences écologiques qu'elle marque.

De l'invasion massive à laquelle nous avons fait référence et de l'importance de la barrière actuelle, nous pouvons déduire que le Haut Plateau n'existait pas comme tel quand l'émigration des insectes Sudaméricains eut lieu, et que les barrières montagneuses comme le Système Volcanique Transversal, qui marque la limite Sud du Haut Plateau et traverse le Mexique vers les 19° de latitude, ne se trouvaient pas.

La Géologie appuie fortement nos suppositions. Pendant le Miocène commence une activité volcanique et tectonique très intense, qui change complètement le paysage physiographique, écologique et biotique du Mexique et du Nord de l'Amérique Centrale. L'élévation de l'actuel Haut Plateau commence et la Sierra Madre Oriental apparaît accompagnée d'énormes éruptions de rhyolites; les deux phénomènes affectent profondément les conditions écologiques. A mesure que le Cénozoïque avance, le Haut Plateau s'élève de plus en plus, et le climat temperé devient de plus en plus sec.

Ce profond changement, en ce qui est actuellement le Nord de l'Amérique Centrale, le Mexique et le Sud-Ouest des Etats Unis, nous fait penser que l'expansion de l'entomofaune Sudaméricaine doit avoir été antérieure au Miocène, car sous les conditions qui commencent dans cette période elle n'aurait pas pu s'étendre en forme massive. Les éléments qui avant le Miocène avaient occupé le Haut Plateau restent isolés (sûrement décimés par les changements écologiques) et évoluent "in situ" donnant lieu à l'actuel Patron de dispersion dans le Haut Plateau (Halffter, 1962, 1964a, 1964b, 1965), suivi par des insectes d'origine sudaméricaine ancienne, qui ont dans le Haut Plateau (comprenant les terres hautes de Chiapas et Guatemala) un centre secondaire de diversification. Une certaine partie des insectes de la Sous-région Sonorienne représentent une dérivation de cette entomofaune adaptée à des conditions de desert ou d'extrême aridité.

Nos idées sur l'expansion ancienne de l'entomofaune sudaméricaine coïncident avec celles soutenues en de nombreuses études faites sur les flores existantes au Mexique et en Amérique du Nord durant le Cénozoïque. Il est ainsi que la Flore Néotropicale Tertiaire présente une grande expansion vers le Nord au cours du Cénozoïque Inférieur et une retraction progressive, suivant un schème biogéographique qui coïncide avec celui que nous avons signalé pour les insectes.

11. Notre théorie n'est pas la seule à proposer une expansion vers l'Hémisphère Nord d'une

horofaune à origine gondwanienne prépondérante. En plus des auteurs qui maintiennent des positions de synthèse (surtout Reig), qui suivent les mêmes concepts énoncés dans les points précédents, Jeannel (1961) dédie un chapitre et beaucoup de commentaires à ce qu'il appelle pulsation gondwanienne, où il parle de l'expansion vers le Nord de différentes lignes gondwanienues, aussi bien paléantarctiques qu'inabréssiennes, mais curieusement avec plus d'emphasis dans les premières. Pour Jeannel, "le systole de la pulsation s'est prolongée jusqu'au commencement du Tertiaire; puis elle a été suivie d'un reflux qui a fait disparaître la grande majorité des espèces émigrées dans le Nord . . ." (loc. cit.: 7).

Il faut préciser que notre idée d'une expansion vers le Nord de l'entomofaune Sudaméricaine ancienne ne se base pas sur les mêmes considérations, ni suit les mêmes raisonnements que Jeannel. Nos raisons pour expliquer le sens dominant Sud-Nord (au moins pour les insectes) de cet échange faunistique de la fin du Mésozoïque et commencement du Cénozoïque, sont les mêmes que Darlington invoque pour expliquer la prédominance du courant contraire (Nord-Sud) au Pléistocène-Récent, c'est à dire la tendance à l'expansion et le succès en la concurrence des groupes dominants, développées sur des aires très grandes et variées, d'intense compétence: le continent de Gondwana pour l'entomofaune Sudaméricaine ancienne, les tropiques du Vieux Monde pour les vertébrés du Pléistocène-Récent.

Les exemples donnés par Jeannel ne peuvent pas être écartés sans une analyse détaillée. Ainsi, la pulsation gondwanienne peut expliquer la présence d'un Chiasognathe (Coleoptera, Lucanidae) et d'autres groupes gondwaniens dans l'ambre baltique (Jeannel, 1961: 41-46), conjointement à des éléments dont la dispersion a évolué dans l'Hémisphère Nord. L'ambre baltique révèle un curieux mais non unique, mélange d'Horofaunes, en quelque sorte semblable à ce que nous trouvons à présent dans la Zone de Transition Mexicaine et au Sud des Etats Unis.

La présence de marsupiaux fossiles dans l'Hémisphère Nord (voir Reig, 1968), peut aussi être expliqué comme représentant une conséquence de la même pulsation.

Dans beaucoup des exemples cités par Jeannel, il y a au moins autant d'éléments qui fassent supposer une origine australe (gondwanienne), avec expansion vers le Nord à la fin du Mésozoïque — commencement du Cénozoïque, comme une origine dans le Nord (Hémisphère où l'on a trouvé uniquement quelques restes fossiles ou de rares représentants actuels très localisés) et la dispersion dans *toutes* les terres du sud, où survivents des groupes faunistiques riches et variés. Si nous sommes conséquents avec les hypothèses de Matthew et Darlington, qui supposent le développement des groupes dominants en des aires majeures, il y a plus d'appui pour supposer que le Sud — constitué par le grand ensemble de Gondwana — fut le lieu d'origine de ces groupes. Il est bien entendu que ce phénomène se limiterait à des groupes anciens, évolués au Mésozoïque. Si nous examinons chaque exemple sans préjuger, le Sud se signale comme lieu d'origine par la richesse des formes communes partagées entre des aires aujourd'hui lointaines, ainsi que par la remarquable affinité que ces formes conservent. C'est tout le contraire de la représentation partielle et sporadique des fossils et survivants dans l'Hémisphère Nord.

12. Continuant avec l'évolution des faunes Américaines, entre le Paléocène et la fin du Pliocène, se situe, une longue période d'isolement et de divergence. Durant cette période, les noyaux des actuelles régions Néarctique et Néotropicale accentuent leurs différences, qui nous pouvons le supposer, avaient été moins importantes au Paléocène.

Les groupes sudaméricains devinrent plus rare en Amérique du Nord, à cause peut-être des changements climatiques (nous supposons que les émigrants représentaient essentiellement des groupes tropicaux, et les formes qui survivent dans le Haut Plateau en sont une preuve), mais à cause aussi de la concurrence supérieure des nouveaux éléments venant des tropiques du Vieux Monde, qui continuaient à arriver en Amérique du Nord via Behringia, et qui, par l'interruption du pont Centre-Américain, ne pouvaient passer en Amérique du Sud. Le caractère holarctique

de la Région Néarctique s'est trouvé donc accentué aux dépens des vieux immigrants Sudaméricains, qui disparurent pour ce qui concerne les vertébrés (quoique en laissant des preuves fossiles de leur émigration). Ces immigrants persistent en échange dans les groupes d'insectes qui évoluèrent dans le Haut Plateau Mexicain, et moins nombreux et formant une partie du total de moindre importance dans les genres et groupes d'espèces d'origine sudaméricaine qui évoluèrent aux Etats Unis. Ici, il faut distinguer clairement ces éléments des émigrants post-pliocéniques, qui appartiennent à des groupes d'espèces tropicales (parfois la même espèce se trouve dans les plaines côtières mexicaines) et dont la pénétration aux Etats Unis est très limitée.

13. Durant cette même période, l'Amérique du Sud restait isolée. Quoique quelques animaux puissent avoir passé suivant le système de saut d'île en île (profitant des terres restées émergées) proposé par Simpson, il n'y eut sans doute aucun grand courant migratoire et l'isolement fût le phénomène biogéographique dominant.

Simpson (1940: 158) donne une mesure des effets de cet isolement: avant que l'échange soit rétabli vers la fin du Pliocène, l'Amérique du Nord avait 27 et l'Amérique du Sud 29 familles de mammifères terrestres, desquelles deux seulement étaient partagées; après que le contact fût rétabli au Pléistocène, l'Amérique du Nord et celle du Sud en ont partagé 22.

14. Pendant la période d'isolement chez les vertébrés, les éléments gondwaniens et les émigrants du Nord appartenant à l'Horofaune Sudaméricaine ont évolué conjointement en donnant lieu à une horofaune très caractéristique et riche: les vertébrés du Cénozoïc Sudaméricain. Chez les insectes, les éléments gondwaniens (de beaucoup les plus nombreux) évoluèrent conjointement aux rares émigrants paléoaméricains. Les lignes brésiliennes tendent à dominer quoique, comme nous l'avons déjà signalé, certain type de barrière empêche qu'elles colonisent complètement l'extrême Sud.

L'évolution des insectes est, généralement, plus lente que celle des vertébrés (surtout par rapport à un groupe tachytélique comme le sont les mammifères placentaires); c'est pourquoi les différences entre les éléments paléoaméricains et leurs équivalents extra-américains sont à niveau de groupe d'espèces, exceptionnellement de genre. Nous avons déjà signalé que les groupes gondwaniens montrent des affinités extra-américaines généralement à niveau de tribu ou sous-tribu. La stabilité évolutive post-mésozoïque de beaucoup de groupes d'insectes les convertit en témoins utiles pour pouvoir reconstruire les relations faunistiques de la fin du Mésozoïque, compensant — au moins partiellement — la pauvreté en fossiles.

15. Vers la fin du Pliocène et au commencement du Pléistocène se rétablit la communication entre l'Amérique du Nord et celle du Sud à travers le pont Centre-Américain. A cette époque, la physiographie du Haut Plateau Mexicain et des terres hautes du Sud du Mexique était semblable à l'actuelle. Dans le Haut Plateau Mexicain existait une faune d'insectes d'origine sudaméricaine qui avait évolué dans un relatif isolement (plus ouvert vers le Sud-Ouest des Etats Unis), à laquelle s'étaient ajoutés des groupes procédant du Nord. Pour les vertébrés, la faune était formée de groupes venus du Nord, avec parfois une évolution secondaire "in situ".

Quand les possibilités d'échange entre l'Amérique du Nord et celle du Sud se sont vues rétablies, des courants migratoires dans les deux sens se présentèrent. Les insectes sudaméricains s'étendirent vers le Nord, *sans occuper* en ce cas-ci le Haut Plateau ni rentrer dans la sous-région Sonorienne, en donnant les éléments caractéristiques des aires néotropicales de la Zone de Transition Mexicaine. Cette expansion nouvelle et limitée vers le Nord de l'entomofaune Sudaméricaine fut accompagnée par une certaine quantité de vertébrés, quoique le nombre et l'importance des vertébrés qui émigrèrent de l'Amérique du Nord à celle du Sud (Horofaune Holarctique) fut incomparablement plus grand. Ces vertébrés holarctiques, nouveaux envahisseurs de l'Amérique du Sud, avait évolué aux tropiques du Vieux Monde (tout en présentant un échange complexe avec l'Amérique du Nord), aire qui par l'extension et la diversité qu'elle présentait au Cénozoïque, est le lieu où les faunes dominantes des vertébrés

cénozoïques se sont développés, comme Darlington l'expose en une forme tout à fait convaincante.

Le grand centre évolutif, probablement localisé pendant le Mésozoïque au continent de Gondwana, après que celui-ci se soit fragmenté et que les continents aient acquis leur actuelle physionomie, passa — au Cénozoïque — à la grande extension que nous appelons tropiques du Vieux Monde: Eurasie, Malaisie et Afrique.

16. Pour son expansion moderne (nous l'appelons ainsi pour la distinguer de l'ancienne pré-éocénique) vers le Nord, les éléments Sudaméricains ont suivi les plaines côtières du Mexique, plus particulièrement celle du Golfe, par laquelle ils pénétrèrent jusqu'au Texas et au Sud-Est des Etats Unis.

Cette expansion correspond chez les insectes à ce que nous avons appelé Patron de Dispersion Néotropicale (Halffter, 1964: 46-49, 74-75). Les espèces qui suivent ce Patron appartenant toutes à des genres ou même à des groupes d'espèces Sudaméricains, présentent différents degrés de pénétrations dans la Zone de Transition Mexicaine (voir des exemples chez les Scarabaeinae, dans le travail ci-dessus cité). Le premier degré de pénétration correspond à des genres riches en espèces et largement distribués en Amérique du Sud, principalement dans l'arc Colombie-Vénézuéla-Guyanes. Ils présentent dans la Zone de Transition Mexicaine une ou deux espèces seulement, dont l'aire de distribution s'étend de la Colombie ou du Panama, jusqu'aux forêts du Nord de l'Amérique Centrale, le Chiapas et le Sud du Mexique jusqu'à l'Isthme de Tehuantepec. C'est l'expansion très récente, des espèces tropicales liées à la forêt tropical toujours verte. Le deuxième degré de pénétration vers le Nord, correspond à des genres contenant beaucoup d'espèces sudaméricains, en petit nombre dans la Zone de Transition, mais qui s'y trouvent plus largement distribuées que le groupe antérieur. La plupart continuent cependant à être liées à la forêt toujours verte, quoiqu'elles puissent en certains cas pénétrer dans la forêt tropicale décidue du bassin du Balsas ou monter vers le Nord par la plaine côtière du Golfe.

Le troisième degré de pénétration, dans le Patron de Dispersion Néotropicale, correspond à des genres qui présentent de nombreuses espèces dans la Zone de Transition. En général, ce sont les mêmes genres qui ont participé à l'ancienne invasion de l'Amérique du Nord, car ils présentent à côté des espèces qui suivent le Patron Néotropical, d'autres groupes d'espèces qui suivent le Patron de dispersion dans le Haut Plateau (donc de pénétration ancienne) et, en beaucoup de cas, des espèces dans la faune sonoriennne et du Sud et Sud-Est des Etats Unis. Selon leurs affinités avec les espèces sudaméricaines, dans les deux derniers cas, il s'agit de pénétration ancienne — groupes d'espèces endémiques, ou modernes — espèces néotropicales à large distribution.

17. En suivant les systèmes orographiques Mexicains et Centre-Américains, des insectes néarctiques ou holarctiques se répandirent du Nord vers la région Néotropicale. Ball, 1968 (1970), a expliqué d'excellente manière, en prenant comme exemple les Carabidae, comment les montagnes servent de voie de dispersion et de centre de diversification, ainsi que la forme dont limitent les hiatus entre les systèmes montagneux la pénétration vers le Sud des espèces néarctique-holarctiques. C'est ce que nous avons appelé Patron de Dispersion Néarctique (Halffter, 1964) et que, dans ce travail dédié principalement aux éléments anciens, nous ne traiterons que superficiellement.

La grande majorité de ces insectes ne dépassent pas les systèmes orographiques mexicains, trouvant dans l'Isthme de Tehuantepec une grande barrière. Quelques espèces continuent vers le Sud par les montagnes Centre-Américaines jusqu'au Nicaragua. Mais l'aire sans montagnes à la hauteur du lac de Nicaragua semble être une barrière infranchissable (à noter le contraste avec les formes anciennes du Patron de Dispersion Paléoaméricain qui d'origine septentrionale aussi pénétrèrent profondément en Amérique du Sud, en n'étant pas limitées aux conditions

écologiques tempérées — froides des hautes montagnes).

La sous-famille Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeidae) comprend une tribu, Geotrupini, qui représente un clair exemple du Patron de Dispersion Néarctique.

Les Geotrupinae sont beaucoup plus primitifs dans leur morphologie, anatomie et comportement que les Scarabaeinae. La distribution des 4 tribus que la sous-famille comprend est en soi très illustrative. La première tribu, Bolboceratini, s'approche beaucoup dans son ensemble à une distribuion cosmopolite, quoiqu'elle comprenne sans doute des groupes de genres et des genres à histoire biogéographique différente, parmi eux quelques uns qu'on puisse considérer comme gondwaniens. La tribu suivante, Athyreini, comprend un genre africano-oriental et trois genres américains (Howden et Martinez, 1963). De ces trois derniers genres, deux sont sudaméricains, l'un totalement restreint et l'autre avec une espèce au Panama et au Costa Rica. Le troisième genre, *Neothyreus* Howden et Martinez, a des espèces en Amérique du Sud, Antilles, sud de l'Amérique Centrale et Zone de Transition Mexicaine, mais il ne pénètre pas au Mexique au delà des aires que nous pouvons considérer comme néotropicales: les plaines côtières du Golfe et du Pacifique et les pentes des chaines montagneuses vers ces plaines, ainsi que les parties tropicales au sud du Système Volcanique Transversal, comprenant la dépression de la rivière Balsas, avec une certaine pénétration dans la périphérie sud du Haut Plateau. Dans l'ensemble, la tribu Athyreini correspondrait à une distribution inabresienne, avec une expansion limitée, et par la même raison apparemment récente, vers les aires néotropicales du Mexique. La troisième tribu, Lethrini, est Paléarctique, à prédominance asiatique. Finalement, la quatrième tribu, Geotrupini, est Holarctique: 5 espèces se trouvent au Canada (toutes appartenant au genre *Geotrupes*) et 18 espèces aux Etats Unis (groupées en *Geotrupes* et en deux genres de distribuion restreinte, l'un au Sud-Est du pays, l'autre exclusivement en Floride); au Mexique il y a un minimum de 17 espèces (appartenant aux genres *Geotrupes* et à l'endémique *Ceratotrupes*); deux espèces de *Geotrupes* se trouvent au Guatemala et l'une d'elles arrive jusqu'aux terres hautes du Salvador. Dans la Zone de Transition, *Geotrupes* (genre qui existe aussi en Eurasie) et *Ceratotrupes* sont limités aux parties hautes des montagnes, généralement occupées par des forêts tempérées (avec des arbres de distribution holarctique aussi) et parfois à des prairies de haute montagne. Dans ces conditions, *Geotrupes* et *Ceratotrupes*, associés avec quelques espèces de Scarabaeinae de dispersion Paléoaméricaine (principalement des genres *Copris* et *Onthophagus*), remplissent le niche écologique que les Scarabaeinae d'origine Sudaméricaine occupent dans le Haut Plateau et dans les terres tropicales de la Zone de Transition. C'est la typique dispersion Néarctique. La présence d'espèces différentes correspond aux hiatus qui existent dans la continuité des systèmes montagneux. Par exemple, le Système Volcanique Transversal et ce que Ball appelle les "Sierras de Oaxaca", sont le lieu de développement d'un genre endémique, la déjà mentionné *Ceratotrupes* (Halffter et Martinez, 1962).

18. En général, l'entomofaune de montagne du Costa Rica et du Panama, semble être plutôt une extension vers le Nord de l'entomofaune Sudaméricaine qu'une prolongation des lignes néarctiques, quoique cela représente un problème qui a besoin d'une étude plus approfondie.

19. Selon Reig (1968) le premier vertébré de la dernière grande invasion septentrionale (Horofaune Holarctique) qu'on ait trouvé en Amérique du Sud correspond au Pliocène Moyen, ce qui coïncide avec les premiers signes de la présence des mammifères sudaméricains en Amérique du Nord. Cependant, il faut bien noter qu'il s'agit des premiers fossiles connus, qui apparaissent dans des lieux très éloignés du pont qui fait communiquer les deux grandes masses continentales: l'un en Argentine, l'autre aux Etats Unis. Nous manquons malheureusement de fossiles des aires intermédiaires, qui pourraient nous fournir des indications très illustratives sur l'époque du commencement de l'échange.

Reig situe les migrations massives au Pléistocène: "La première véritable irruption massive d'éléments Néarctiques eut lieu à partir du Pléistocène Inférieur (age uquien) . . . on a trouvé des Tapiridés, des Cervidés, des Camélidés, des Equidés, des Tayassuidés, . . . des Gomphothéridés (Mastodontes), des Machaerodontidés. Cette irruption a coïncidé avec l'établissement du pont panaméen, phénomène paléogéographique en relation, très probablement, avec la phase principale du troisième mouvement de l'orogénèse andine de Groeber, dont la manifestation coïncide, selon cet auteur (1951) avec la limite plio-pléistocène" (Reig, 1968: 252). "Mais cette irruption massive de l'Eo-pléistocène ne termine pas l'apport néarctique néo-cénozoïque à la faune Sudaméricaine. Les données paléontologiques montrent que des apports successifs pendant la transgression du Quaternaire eurent lieu. La propagation des éléments Nord-américains vers les régions méridionales dût être réglée par les changements climatiques du Pléistocène qui déterminèrent des vagues successives d'immigration . . . " (Reig, 1968: 252).

L'ENTOMOFAUNE ACTUELLE DE L'AMERIQUE DU NORD

Ce faune est une combinaison des quatre éléments.

Eléments holarctiques.

Importants dans la partie plus septentrionale du continent, diminuent en nombre du Nord au Sud, quoiqu'il y en ait qui prolongent leur expansion à travers des parties hautes des chaînes de montagnes.

Eléments néarctiques.

Présentent des affinités paléarctiques à niveau générique ou plus fréquemment supragénérique, malgré quoi il y a suffisamment d'évidences pour supposer qu'ils ont évolué en Amérique du Nord. Parmi ces éléments on trouve de fortes différences entre les entomofaunes de l'Est et de l'Ouest des Etats Unis, séparées par une grande aire de superposition — soustraction, les plaines centrales, qui ont aussi quelques éléments propres.

Eléments Sudaméricains anciens.

Ils correspondent à l'invasion pré-éocène de l'Amérique du Nord par l'entomofaune Sudaméricaine (points 8, 9 et 10). Ces éléments sont plus abondants au Sud et dans la sous-région Sonorienne des Etats Unis, quoique ils aient très souvent une distribution plus vaste, arrivant en certains cas jusqu'à la frontière du Canada. Les éléments Sudaméricains anciens sont représentés par des genres ou des lignes d'espèces évoluées en Amérique du Nord, pour lesquels on retrouve les plus importantes affinités chez les éléments de même origine sud-américaine et d'âge semblable de la Zone de Transition Méxicaine suivant le Patron de dispersion dans le Haut Plateau. Les relations entre les uns et les autres sont parfois notables, quoiqu'il y ait aussi beaucoup de lignes qui, tout en étant d'origine Sudaméricaine, ont persisté et peut-être évolué uniquement aux Etats Unis.

Les éléments d'origine Sudaméricaine ancienne représentent un ensemble assez important de l'entomofaune de la région Néarctique, moins cependant que celui formé par l'ensemble des espèces qui ont des affinités avec le Vieux Monde.

Eléments néotropicaux modernes d'invasion post-pliocène.

Ils sont représentés par des espèces appartenant à des groupes qui proviennent du Nord de l'Amérique du Sud ou de l'Amérique Centrale et qui s'étendent à travers les terres tropicales des plaines côtières mexicaines. Le long du Golfe la pénétration, qui possède plusieurs degrés

(point 16), est limité aux Etats Unis, aux régions du Golfe. Le long du Pacifique, la distribution de ces émigrants modernes s'interrompt sur la côte à la hauteur de l'Etat Mexicain de Sonora, pour présenter plus au Nord quelques populations en Arizona.

L'ENTOMOFAUNE ACTUELLE DE LA REGION NEOTROPICAL

Composition de la faune actuelle de la Zone de Transition Mexicaine.

Avec origine sudaméricaine ancienne: Patron de dispersion dans le Haut Plateau. — Ce sont des espèces d'origine et de claires affinités Sudaméricaines, dont l'aire de dispersion comprend le Haut Plateau Mexicain et, parfois, les hautes terres du Chiapas et du Guatemala (voir point 10; Halffter, 1964: 49-53, 76-78). (Fig. 2-4).

Les genres avec dispersion dans le Haut Plateau pénètrent très peu dans les montagnes qui le bordent, où dominent les éléments de provenance Néarctique ainsi que les paléoaméricains.

Une origine et histoire évolutive semblable aux éléments de dispersion dans le Haut Plateau, se retrouve chez quelques groupes fossiles pléistocéniques de Californie (Rancho La Brea), relictés de l'extrême Sud de la Basse Californie, et chez des espèces ou même genres endémiques des Antilles. Dans tous ces cas il s'agit de restes de l'expansion pré-éocénique de l'entomofaune Sudaméricaine.



Fig. 2. Distribution de *Canthon humectus* (Say), exemple de dispersion dans le Haut Plateau d'une espèce appartenant à un genre d'origine néotropicale. Les lignes indiquent les systèmes orographiques.

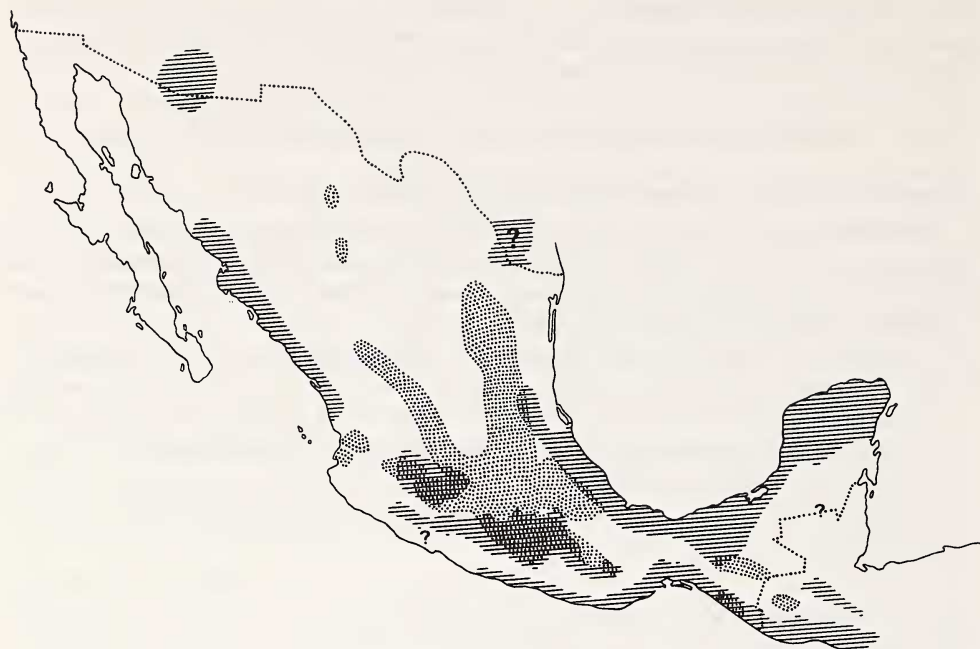


Fig. 3. Comparaison des distributions dans le Haut Plateau (pointillé) et néotropical typique (rayé horizontal) de deux espèces appartenant au même genre, *Canthon*, d'origine sudaméricaine. L'espèce dans le Haut Plateau est *Canthon humectus*, l'espèce néotropical est *C. indigaceus* Leconte.

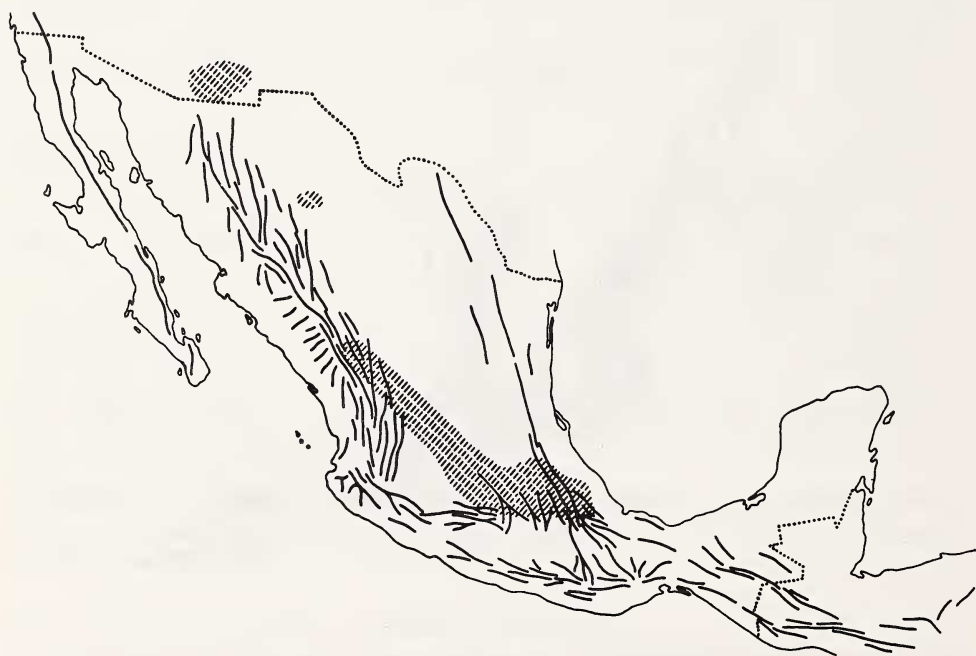


Fig. 4. Distribution de *Phanaeus quadridens* (Say). Les mêmes considérations que pour *Canthon humectus* dans la figure 2.

D'origine sudaméricaine moderne: patron de dispersion Néotropicale. — Ce sont des éléments de pénétration récente (c'est à dire, post-pliocénique) dans la Zone de Transition Mexicaine. En s'étendant vers le Nord ils n'ont pas pénétré dans le Haut Plateau; en partie à cause de la barrière géographique que représentent les montagnes et le Haut Plateau lui-même, mais plus particulièrement pour des raisons écologiques: le Haut Plateau de climat tempéré est peu approprié aux espèces tropicales qui viennent de l'Amérique du Sud. Leur pénétration se limite aux terres tropicales situées au sud du Système Volcanique Transversal et aux plaines côtières des deux littoraux (voir point 16, Halffter, 1964: 46-49, 74-76).

D'origine septentrionale ancienne: patron de dispersion Paléoaméricaine. — Il correspond à des taxa de pénétration ancienne en Amérique du Nord, d'où ils se sont répandus par la Zone de Transition Mexicaine, arrivant en Amérique du Sud (spécialement dans la partie Nord du sous-continent) et, parfois, aux Antilles.

Les montagnes actuelles ne sont pas des voies de pénétration, mais des centres de spéciation. D'autre part, les groupes paléoaméricains ne se limitent pas aux montagnes.

Dans le cadre du patron Paléoaméricain nous trouvons deux types de distribution: a) celui qui correspond à des espèces relictées, avec des aires très localisées qui occupent généralement des niches écologiques spécialisées ou protégées de quelque façon, quoique les espèces du même genre où groupes aient une distribution large et eurytropicque au Vieux Monde; b) celui qui correspond à des genres qui se répandent, en occupant diverses habitats, en Amérique du Nord, dans la Zone de Transition Mexicaine et parfois dans une partie de l'Amérique du Sud, ou le nombre d'espèces diminue notablement dans le sous-continent du Sud.

Les genres qui suivent le patron Paléoaméricain, dans sa distribution hors du Continent Américain, prédominent dans les zones tropicales ou tempérées-chaudes. Ces insectes ne purent, sans doute, pas avoir pénétré en Amérique à travers le pont de Behring dans les conditions climatiques existantes aux dernières périodes du Cénozoïque. Cela représente un argument en faveur de l'ancienneté de leur arrivée au Continent Américain, si l'on considère non pas un genre déterminé, qui pourrait changer ses exigences écologiques avec le temps, mais tout un ensemble faunistique.

Un deuxième argument à l'appui de l'ancienneté des genres paléoaméricains c'est leur très ample distribution mondiale: cosmopolite en quelques cas (comprenant l'Australie); en autres, toutes les tropiques et zones tempérées — chaudes du Vieux Monde, en présentant un grand nombre d'endémismes géographiques et de spécialisations écologiques et du comportement, ainsi qu'une grande diversification à niveau spécifique.

Finalement, leur dispersion a dû s'effectuer avant l'élévation, au Miocène, du Haut Plateau Mexicain et de l'expansion du désert à l'ouest de l'Amérique du Nord. L'élévation du Haut Plateau et des systèmes orographiques donna origine à des espèces de montagne; la désertisation influença le développement des espèces ayant des habitats particuliers comme, par exemple, les nidicoles.

D'Origine septentrionale moderne: patron de dispersion Néarctique. — C'est la dispersion suivie par des espèces appartenant à des genres ou groupes supragénériques, parfois néarctiques, mais en majorité de distribution holarctique et qu'on trouve, dans la Zone de Transition Mexicaine, dans la partie haute (au-dessus de 1500 m d'altitude en général) des grands systèmes orographiques (voir point 17; Ball, 1968-1970).

Composition de la faune actuelle de sous-région Antillaine.

Les Grandes Antilles. — L'entomofaune des grandes Antilles est formée principalement par des éléments Sudaméricains anciens et paléoaméricains. Dans les deux cas, le degré d'endémisme est très marqué, aussi bien à niveau générique, que spécifique. D'autre part, chaque île présente une faune très particulière, avec un minimum d'éléments partagés.

Dans le cas des espèces appartenant à des genres du Vieux Monde, ces genres peuvent ne pas exister sur le Continent (d'où très possiblement elles ont disparu) et comme il arrive pour deux Scarabaeinae, avoir des représentants dans les îles.

Matthews (1966) conclut (concernant les Scarabaeinae, mais cela peut s'appliquer aux autres groupes) que les grandes Antilles conservent aujourd'hui une entomofaune qui est un reflexe de celle du Cénozoïque Moyen en Amérique du Nord et Amérique Centrale: un mélange d'éléments néarctiques et néotropicaux anciens.

Les Petites Antilles. — Elles ont une représentation très pauvre de genres d'origine uniquement Sudaméricaine. Exceptionnellement on trouve les mêmes espèces que sur le continent, quoique la majorité soient exclusives d'une ou plusieurs des îles. La plus importante partie est composée d'immigrants récents et il est possible de distinguer, d'après leur degré d'endémisme, plusieurs étapes de colonisation à partir de l'Amérique du Sud. Il n'y a pas de relation zoogéographique entre les Grandes et les Petites Antilles (voir une très intéressante discussion de la zoogéographie de nos groupes — exemple aux Antilles dans Matthews, 1966).

Composition de la faune actuelle de l'Amérique du Sud.

L'Amérique du Sud présente une entomofaune formée essentiellement et presque exclusivement d'éléments anciens d'origine gondwanienne (voir point 7) ou septentrionale (paléo-américaine), avec prépondérance des premières. Ce que nous pouvons considérer comme élément moderne n'est qu'un dérivé évolué au sous-continent de ces lignes anciennes.

Nous avons discuté deux des sous-régions en lesquelles s'est divisé la région Néotropicale (voir Rapoport, 1968), la Centre-Américaine qui comprend la Zone de Transition Mexicaine jusqu'au lac de Nicaragua et l'Antillaise.

Les autres sous-régions néotropicales reflètent basiquement des différences écologiques et ceci explique que leurs limites et divisions varient tellement selon l'auteur, c'est à dire selon les groupes que celui-ci utilise dans l'analyse et les nécessités écologiques de ce groupe. Les jugements les plus généraux et de majeure validité écologique-historique (donc applicables à un nombre plus important de groupes) sont possiblement ceux de Ringuelet, ainsi que ceux synthétisés par Rapoport.

En plus des deux sous-régions déjà mentionnées, Rapoport (1968) signale la Guyano-Brésilienne, l'Andino-Patagonique et l'Araucane.

Sous-région Guyano-Brésilienne. — Ce aire comprend la grande forêt amazonique, la plus grande et la plus riche du monde, ainsi que de communautés tropicales très variées. Dans cette immense aire, qui conserve le climat tropical pendant le Cénozoïque, évoluent les éléments gondwano-inabrésiens, avec quelque apport très rares paléoaméricains. C'est le noyau central et dominant de l'entomofaune néotropicale qui irradie le reste du continent par les processus que nous avons signalé dans cette Théorie.

Sous-région Andino-Patagonique. — Cet aire nous semble fortement artificielle. Elle comprend, d'une part, des éléments guyano-brésiliens qui, en Patagonie, ont eu un centre secondaire d'évolution (avec adaptation à des conditions sèches et tempérées-froides). Ces éléments se mélangent avec quelques éléments paléantarctiques qui se répandent vers le Nord. Nous avons déjà signalé que par les Andes s'étendent aussi bien des espèces d'origine paléantarctique, que des lignes guyano-brésiliennes évoluées en Patagonie — Argentine du Nord. En Patagonie et dans les zones xérophiles argentines se trouvent même quelques éléments paléoaméricains de pénétration très ancienne. Au nord des Andes il y a aussi des très rares représentants de ce que nous avons nommé Patron de Dispersion Néarctique, avec éléments paléoaméricains mélangés aux éléments dérivés des aires tropicales voisines (ayant une entomofaune guyano-brésilienne).

La sous-région Andino-Patagonique est donc une sous-région sans histoire zoogéographique propre, de composition hétérogène et dont les seules caractéristiques réellement communes

sont écologiques: pluies rares, climat temperé-froid (dû à la latitude au Sud, à l'altitude dans les Andes), isolement produit par des aires tropicales.

Sous-région Araucane. — Cet aire (ou District Zoogéographique Austral Cordillerano de Ringuelet) comprend les forêts patagono-chiliennes. Son entomofaune est dominée, ainsi que sa flore, par les éléments paléantarctiques, à caractère fortement relictuel, et présente un fort contraste avec le reste de la région Néotropicale.

Rapoport (1968: 88) suppose que le 87% de la faune montre des relations directes et exclusives entre l'Araucanie et la région Australienne. Cet auteur propose et discute largement l'opportunité de considérer une Région Holantarctique, qui correspondrait à la distribution des lignes paléantarctiques aux extrêmes australs des continents du Sud. Nous croyons plus convenant de considérer l'existence de cette sous-région Araucane, étant donné que, malgré ses fortes affinités extra-américaines, elle n'est pas isolée du reste du Continent, ce qui fait que certains éléments guyano-brésiliens y pénètrent, et que plusieurs de ses groupes se répandent vers le nord en suivant la Chaîne Andine.

APPENDICE 1. DISTRIBUTIONS DES TRIBUS, SOUS-TRIBUS ET GENRES DE LA SOUS-FAMILLE SCARABAEINAE

Cette liste est basée en grande partie sur celle de Halffter et Matthews, 1966, cependant elle présente plusieurs modifications, surtout dans les Canthonina Américains et les Phanaeina.

Comme il arrive quand on fait une analyse biogéographique, un des principaux problèmes sont les lacunes dans la taxonomie du groupe. En général, les Scarabaeinae sont bien connus et un groupe avec lequel on travaille maintenant. Cependant, quelques tribus ont besoin des revisions à niveau générique (principalement les Dichotomina) et l'Australie et les îles du Pacifique possiblement contiennent plus de genres que ceux que nous connaissons à présent.

Etant les Scarabaeinae predominantement un groupe de régions tropicales et temperé-tropicales, le terme "cosmopolite", se rapporte à leur distribution dans toutes les régions intertropicales et temperé-chaudes. Uniquement dans le cas du genre *Onthophagus* le terme a un sens plus large, comprenant des espèces de terres temperé-froides de l'Hémisphère Nord.

Quand on indique "Amérique du Sud" ou "Neotr." et le contraire n'est pas spécifié, le genre n'existe pas au Chili ni dans la partie australe de l'Argentine.

Sous-Famille Scarabaeinae (= Coprinae)

Tribu Onthophagini

Cosmopolite. Remarquablement moins abondant dans l'Hémisphère Occidental, spécialement en Amérique du Sud, ou existent seulement quelques espèces, en comparaison avec plus de 1500 qui se présentent dans les tropiques du Vieux Monde. Leur niche écologique est occupé en Amérique du Sud en partie, par des petits Dichotomina.

Onthophagus Latreille (= *Onthoellus* Balthasar); On a pu diviser le seul genre de Scarabaeinae véritablement cosmopolite, malgré sa grande homogenéité, dans les suivants sous-genres, restreints dans leur majorité aux tropiques du Vieux Monde: *Proagoderus* Lansberge, *Diastelopalpus* Lansberge, *Serrophorus* Balthasar, *Digitonthophagus* Balthasar, *Phanaemorphus* Balthasar, *Paraphanaemorphus* Balthasar, *Strandius* Balthasar, *Colobonthophagus* Balthasar, *Gibbonthophagus* Balthasar, *Micronthophagus* Balthasar, *Parascatonomus* Paulian, *Onthophagiellus* Balthasar, *Paronthophagus* Balthasar, *Endrodius* Balthasar, *Indachorius* Balthasar,

Pseudonthophagus Balthasar, *Euonthophagus* Balthasar et *Onthophagus* Latreille.

Mimonthophagus Balthasar — Ethiop.

Macropocopris Arrow — Austr.

Caccobius Thomson — Palear., Oriental, Ethiop.

Milichus Péringuey — Ethiop.

Cyobius Sharp — Oriental.

Anoctus Sharp — Oriental.

Caccophilus Jekel — Ethiop.

Phalops Erichson — Ethiop., Oriental.

Tribu Oniticellini

Sous-Tribu Oniticellina

Groupe d'origine septentrionale. Plus abondant dans la région Ethiopique et ensuite dans l'Orientale. Elle manque en Australie. Avec une pénétration très ancienne dans le Continent Américain, les espèces qui actuellement survivent en lui, ont toutes les caractéristiques des espèces relictées.

Liatongus Reitter — Ethiop., Oriental, une espèce dans l'Ouest de l'Amérique du Nord et deux espèces en Mexique avec dispersion Paléoaméricaine.

Oniticellus Serville, avec les sous-genres *Euoniticellus* Janssens, *Paroniticellus* Balthasar et *Oniticellus* Serville — Afrique et Eurasie. En Amérique se trouve uniquement une espèce (peut-être un sous-genre différent) dans les Antilles Majeures.

Pseudoniticellus Kraatz — Oriental.

Scaptocnemis Péringuey — Ethiop.

Drepanoplatynus Boucomont — Ethiop.

Tiniocellus Péringuey — Ethiop., Oriental.

Tragiscus Klug (= *Deronitis* Arrow) — Ethiop.

Sous-Tribu Drepanocerina

Ethiopienne et Orientale, avec une espèce relictée en Jamaïque (Antilles).

Drepanocerus Kirby (= *Cyptochirus* Lesne)

Sous-Tribu Helictopleurina

Exclusive de Madagascar.

Helictopleurus Orbigny.

Tribu Onitini

Principalement Ethiopienne, avec 75% des espèces; le restant (3 genres) est 13% Paléarctique et 12% Oriental.

Chironitis Lansberge — Palear., Ethiop., Oriental.

Aptychonitis Janssens — Ethiop.

Onitis Fabricius — Palear., Ethiop., Oriental (avec quelques espèces dans la Nouvelle Guinée).

Tropidonitis Janssens — Ethiop.

Allonitis Janssens — Ethiop.

Bubas Mulsant — Méditerranéen.

Megalonitis Janssens — Ethiop.
Heteronitis Gillet — Ethiop.
Pleuronitis Lansberge — Ethiop.
Kolbeellus Jacobs — Ethiop.
Neonitis Péringuey — Ethiop.
Acanthonitis Janssens — Ethiop.
Gilletellus Janssens — Ethiop.
Anonymonitis Janssens — Ethiop.
Platyonitis Janssens — Ethiop.
Paronitis Balthasar — Ethiop.
Lophodonitis Janssens — Ethiop.
Epionitis Balthasar — Ethiop.

Tribu Coprini

Sous-Tribu Dichotomina (= Pinotina)

Avec une distribution Gondwanienne, predominant dans l'Ouest — Les régions Néotropicale et Ethiopienne.

Deltorrhinum Harold — Neotr.
Bdelyrus Harold — Neotr.
Bdelyropsis Pereira, Vulcano et Martínez — Amérique Centrale.
Pedaridium Harold — Neotr.
Aphengium Harold — Neotr.
Trichillum — Neotr.

Uroxys Westwood — Neotr. Ce genre comprend, à présent, en plus des espèces typiquement dichotomines, quelques unes qui semblent appartenir aux Coprina. Il s'agit d'un genre artificiel qui doit se diviser en deux, l'un typique Dichotomina, l'autre avec caractéristiques de Coprina, dont les espèces semblent limitées aux chainons andins.

Pseuduroxys Balthasar — Neotr.
Scatomus Erichson — Neotr.
Onthocharis Westwood — Neotr.
Ateuchus Weber (= *Choeridium* Serville) — Neotr.
Hypocanthidium Balthasar — Neotr.
Canthidium Erichson — Neotr.
Neocanthidium Martínez, Halffter et Pereira — Neotr.
Chalcocopris Burmeister — Neotr.
Holocephalus Hope — Neotr.
Dichotomius Hope (= *Pinotus* Erichson) — Neotr., avec une espèce au Chili.
Isocropis Pereira et Martínez — Neotr.
Ontherus Erichson — Neotr.

Zonocopris Arrow (= *Plesiocanthos* (Gillet) de position taxonomique douteuse) — Neotr.

Les deux genres suivants sont exclus par Edmonds (1972) des Phanaeina restant provisionnellement en doute et dans une position isolée, dedans les Dichotomina:

Gromphas Brullé — Neotr.
Oruscatus Bates — Neotr.
Macroderes Westwood — Ethiop.
Sarophorus Erichson — Ethiop.
Pinacotarsus Harold — Ethiop.

Coptorhina Hope (= *Frankenbergerius* Balthasar) — Ethiop.

Delopleurus Erichson — Ethiop., Oriental.

Stiptopodius Harold — Ethiop.

Saproecius Péringuey — Ethiop.

Xinidium Harold — Ethiop.

Parapinotus Harold — Ethiop.

Caccobiomorphus Balthasar — Ethiop.

Aulonocnemis Klug — Ethiop., Oriental.

Disphysema Harold — Oriental.

Parachorius Harold — Oriental.

Paraphytus Harold — Ethiop., Oriental (Japon inclus).

Onychothecus Boucomont — Oriental.

Pedaria Laporte — Ethiop., Austr.

Heteroclitopus Péringuey — Ethiop., Austr.

Thyregis Blackburn — Austr.

Sous-Tribu Phanaeina

Exclusivement américaine de claire origine Guyano-Brésilienne. Elle s'étend par le Nord jusqu'à l'Est et Sud-Est des Etats Unis. En Amérique du Sud, elle manque au Chili et au Sud de l'Argentine. La classification des Phanaeina qui suit à continuation est celle proposée par Edmonds, 1972.

Bolbites Harold, genre avec position douteuse dans les Phanaeina, marque possiblement la transition entre le groupe et les autres Coprini (Edmonds, 1972) — Neotr.

Diabroctis Gistel (= *Taurocopris* Olsoufieff) — Amérique du Sud.

Sulcophanaeus Olsoufieff — Amérique du Sud; avec un groupe d'espèces qui suivent la forêt tropicale toujoursverte jusqu'au Sud du Mexique, et une espèce d'un autre groupe en Jamaïque.

Phanaeus MacLeay — Avec deux groupes d'espèces. Le premier, sud-américain, s'étend jusqu'aux aires tropicales du Mexique (suivant un Patron de Dispersion Néotropical). Le deuxième est formé par deux complexes: l'un qui depuis l'Amérique du Sud — l'extrême Nord-Ouest et une partie du Nord de la côte du Pacifique — s'étend au Mexique, où il a un important centre de diversification (avec espèces qui suivent les Patrons de Dispersion dans le Haut Plateau et Néotropical); le deuxième complexe — avec centre d'irradiation dans le Sud-Est des Etats Unis — a une aire de dispersion qui depuis la frontière mexicaine s'étend à l'Est et au Nord-Est des Etats Unis, comprenant une partie très réduite du Sud du Centre-Ouest (il manque aussi bien en Californie, comme dans la Basse Californie). Le deuxième groupe de *Phanaeus* peut-être considéré de pénétration ancienne en l'Amérique du Nord et la Zone de Transition Mexicaine, évolué dans cette Zone, d'où il a irradié. Son premier complexe se diversifie complètement dans la Zone (au Nord-Ouest de l'Amérique du Sud semble avoir été envahi depuis l'Amérique Centrale) suivant différents et complexes cycles d'expansion — diversification, centrés dans les Hauts Plateaux, la depression de la rivière Balsas et le Sud du Mexique Centrale. Le deuxième complexe a évolué dans les Etats Unis.

Oxysternon Castelnau — avec deux sous-genres de l'Amérique du Sud tropicale.

Coprophanaeus Olsoufieff — avec trois sous-genres. Deux (*Metallophanaeus* et *Megaphanaeus*) Sudaméricains. Le troisième (*Coprophanaeus* s. str.) s'étend de l'Amérique du Sud jusqu'à la Zone de Transition, suivant le Patron Néotropical.

Dendropaemon Perty — avec trois sous-genres, tous exclusivement Sudaméricains.

Tetramereia Klages — Amérique du Sud.

Homalotarsus Janssens — Amérique du Sud.

Megatharsis Waterhouse — Equateur.

Sous-Tribu Ennearabdina

Argentine.

Ennearabdus Lansberge — Argentine.

Sous-Tribu Coprina

(Cosmopolite, très possiblement d'origine septentrionale. Près du 65% des espèces sont Ethiopiennes).

Heliocopris Hope (Il s'agit possiblement d'un *Dichotomina*) — Ethiop., Oriental.

Copridaspidus Boucomont — Ethiop., Oriental.

Catharsius Hope, avec les sous-genres *Metacatharsius* Paulian — Ethiop. *Catharsius* Hope — Ethiop., Oriental.

Synopsis Bates — Oriental., Palear.

Microcopris Balthasar — Ethiop.

Pseudocopris Ferreira — Ethiop.

Copris Müller, avec les sous-genres *Litocopris* Waterhouse — Ethiop.

Paracopris Balthasar — Ethiop. et *Copris* Müller, — Cosmopolite, except Australie.

Toutes les espèces américaines appartiennent au sous-genre *Copris*. Leur claire séparation en deux groupes est interprétée par Matthews (1961: 33) comme un possible resultat des deux invasions à partir d'ancêtres asiatiques. La dispersion en Amérique est de type Paléoaméricain. Un des groupes comprend deux complexes d'espèces: l'un limité à l'Est des Etats Unis, l'autre avec distribution dans les terres basses tropicales qui se prolonge depuis le Mexique jusqu'à l'Equateur. L'autre groupe est limité aux Hauts Plateaux et montagnes de la Zone de Transition Méxicaine, jusqu'à Costa Rica. — Volcan de Chiriqui (Matthews, 1961; Matthews et Halffter, 1968), avec un complexe des espèces dérivé dans l'Est des Etats Unis. Une espèce de ce deuxième groupe se trouve comme fossile du Pléistocène en Californie (*op. cit.*: 160-161).

Les espèces de Coprina, actuellement comprises en *Uroxys* (*Dichotomina*) se trouvent en Equateur et chainons de la régions Centre-Andine.

Palaeocopris Pierce (un fossile du Pléistocène de position incertaine dans la Tribu) — Californie.

Coptodactyla Burmeister, avec les sous-genres *Boucomontia* Paulian et *Coptodactyla* Burmeister — Austr.

Arrowianella Paulian — Austr.

Pseudopedaria Felsche — Ethiop.

Scatinus Erichson — Neotr.

Tribu Scarabaeini

Sous-Tribu Eucraniina

(Néotropicale).

Anomiopsoides Blackwelder (= *Anomiopsis* Burmeister) — Argentine.

Glyphoderus Westwood — Argentine.

Eucranium Brullé — Neotr.

Sous-Tribu Sisyphina

(de possible origines septentrionale, elle domine dans les tropiques du Vieux Monde, mais a eu une expansion large, ancienne.

Sisyphus Latreille — Ethiop., Palear., Oriental, Mexique et Nicaragua (dans la Zone de Transition Méxicaine, dispersion Paléoaméricaine, très fragmentée, de type relictuel).

Nesosisyphus Vinson — Mauritius.

Sous-Tribu Gymnopleurina

(Vieux Monde, claire origine septentrionale).

Gymnopleurus Illiger — Palear., Ethiop., Oriental.

Paragymnopleurus Shipp — Oriental, Celebes inclus.

Garreta Janssens — Ethiop., Palear., Oriental.

Allogymnopleurus Janssens — Ethiop., Oriental.

Sous-Tribu Scarabaeina

(Vieux Monde, spécialement les tropiques, claire origine septentrionale).

Pachysoma MacLeay — Ethiop.

Neopachysoma Ferreira — Ethiop.

Mnematium MacLeay — Ethiop.

Neomnematium Janssens — Madagascar, 1 espèce.

Scarabaeus Linnaeus, avec les sous-genres *Kheper* Janssens et *Scarabaeolus* Balthasar et *Scarabaeus* Linnaeus — Ethiop., une espèce dans Madagascar, Palear.

Neateuchus Gillet — Ethiop.

Madateuchus Paulian — Madagascar.

Drepanopodus Janssens — Ethiop.

Pachylomera — Kirby — Ethiop.

Circellum Latreille — Ethiop.

Sceliages Westwood — Ethiop.

Sebasteos Westwood — Ethiop.

Ateuchites Meunier (fossile) — Palear.

Sous-Tribu Canthonina

(Distribution gondwanienne). En Amérique, spécialement dans la Région Néotropicale, ce groupe est des plus riches, y atteint son maximum d'espèces et d'exemplaires, et est écologiquement des plus variés. Suit en importance la Région Australienne, quoique sa faune est en étude et sa connaissance actuelle ne permet pas d'obtenir une idée exacte de sa véritable importance. Le criterium taxonomique suivi ici pour les genres américains, est celui proposé par la Monographie de Halffter et Martinez, 1966, 1967, 1968 et spécialement dans sa quatrième partie, actuellement sous presse.

Eudinopus Burmeister — Argentine.

Megathoposoma Balthasar — Zone de Transition Mexicaine (de Chiapas a Costa Rica).

Megathopa Eschscholtz — Sud de l'Amérique du Sud, une espèce s'étend à Chili Central.

Malagoniella Martínez, avec le sous-genre *Malagoniella* — Sudaméricain, avec une espèce qui pénètre dans la Zone de Transition Méxicaine (Patron Néotropical); et le sous-genre *Megathopomima* Martínez — Amérique du Sud.

Streblopus Lansberg (= *Streblopoides* Balthasar) — Amérique du Sud, distribution relictuelle très discontinue.

Canthonella Chapin (= *Ipselissus* Olsoufieff) — Distribution discontinue dans l'Amérique du Sud, avec un groupe d'espèces dans les Antilles Majeures.

Agamopus Bates — Amérique du Sud, arrive à l'Amérique Centrale (El Salvador).

Sinapisoma Boucomont — Amazonie, Guyane.

Paracanthon Balthasar — Néotropical.

Pseudocanthon Bates (= *Opiocanthon* Paulian) — Néotropical, rentre dans la Zone de Transition Méxicaine avec espèces dans les Antilles Majeures et Mineures.

Canthochilum Chapin (= *Antillacanthon* Vulcano et Pereira = *Chapincanthon* Vulcano et Pereira) — Antilles Majeures.

Deltochilum Eschscholtz, avec 9 sous-genres — l'Amérique du Sud, pénètre dans la Zone de Transition Méxicaine et le Sud-Est des Etats Unis suivant le Patron de Dispersion Néotropical.

Cryptocanthon Balthasar — Néotropical.

Canthotrypes Paulian — Amazonie.

Scybalophagus Martínez — Argentine, chaîne Andine jusqu'au Pérou.

Xenocanthon Martínez — Argentine et Brésil.

Goniocanthon Pereira et Martínez — Amérique du Sud.

Melanocanthon Halffter — Etats Unis.

Canthon Hoffmannsegg, avec les suivants sous-genres: *Peltecanthon* Pereira — Amérique du Sud; *Trichocanthon* Pereira et Martínez — Néotropical; *Boreocanthon* Halffter — Etats Unis et Mexique; *Nesocanthon* Pereira et Martínez — Antilles Majeures; *Glaphyrocantion* Martínez (= *Geocanthon* Pereira et Martínez) — Amérique du Sud, pénètre dans la Zone de Transition Méxicaine jusqu'au Etats Unis, suivant une dispersion Néotropicale; *Pseudepilissus* Martínez — Amérique du Sud; *Deltepilissus* Pereira — Amérique du Sud; *Francomonrosia* Pereira et Martínez — Amérique du Sud; *Canthon* Hoffmannsegg — Depuis la frontière du Canada jusqu'à l'Argentine, except l'extrême austral et le Chili.

Tetraechma Blanchard — Argentine.

Holocanthon Martínez et Pereira — Amérique du Sud.

Anisocanthon Martínez et Pereira — Amérique du Sud.

Canthonidia Paulian — Amérique du Sud.

Scybalocanthon Martínez, avec les sous-genres *Vulcanocanthon* Pereira et Martínez — Argentine; *Scybalocanthon* — Amérique Centrale à Bolivie; *Canthomoechus* Pereira et Martínez — Amérique du Sud.

Anachalcus Hope — Ethiop.

Gyronotus Lansberge — Ethiop.

Byrrhidium Harold (= *Elassocanthon* Kolbe) — Ethiop.

Epirhinus Reiche — Ethiop.

Pseudoepirhinus Ferreira — Ethiop.

Aphengoeus Péringuey — Ethiop.

Odontoloma Boheman — Ethiop.

Epilissus Reiche — Madagascar, Afrique du Sud, Austr.

Apotolampus Olsoufieff — Madagascar.

Arachnodes Westwood, avec les sous-genres *Pseudarachnodes* Lebis et *Arachnodes* Westwood — Madagascar.

Epactoides Olsoufieff, avec les sous-genres *Aleiantus* Olsoufieff et *Epactoides* Olsoufieff — Madagascar.

Nanos Westwood — Madagascar.

Sphaerocanthon Olsoufieff — Madagascar.
Nesovinsonia Martínez et Pereira — Mauritius.
Phacosomoides Martínez et Pereira — Mauritius.
Phacosoma Boucomont — Oriental.
Cassolus Sharp — Oriental.
Pycnopanelus Arrow — Oriental.
Panelus Lewis — Oriental, Japon, Austr., Ethiop.
Lepanus Balthasar — Austr.
Monoplistes Lansberge — Austr.
Temnoplectron Westwood — Austr.
Tesserodon Hope — Austr.
Sauvagesinella Paulian — Austr.
Cephalodesmius Westwood — Austr.
Canthonosoma MacLeay — Austr.
Aulacopris White — Austr.
Coproecus Reiche — Austr.
Heteroateuchus Paulian — Austr.
Ignambia Heller — Austr.
Labroma Sharp — Austr.
Mentophilus Laporte — Austr.
Onthobius Reiche — Nouvelle Calédonie.
Saphobius Sharp — Nouvelle Zélande.
Paraphacosomoides Balthasar — Austr.

Sous-Tribu Alloscelina

(Ethiopienne et Orientale)
Alloscelus Boucomont — Ethiop.
Megaponerophilus Janssens — Ethiop.
Afroharoldius Janssens — Ethiop.
Freyus Balthasar — Ethiop.
Haroldius Boucomont — Oriental.
Ponerotrogus Silvestri — Oriental.

Tribu Eurysternini

(Néotropicale)

Eurysternus Dalman — Amérique du Sud et Zone de Transition Méxicaine, où suit une dispersion Néotropicale.

Le genre *Platyphymatia* Waterhouse de l'Australie n'est pas un *Sisypina* (selon l'opinion d'Eric G. Matthews, in litt.). C'est plus probable qu'il constitue une sous-tribu indépendante, peut-être avec affinités lointaines avec les Eurysternini.

APPENDICE 2. ANCIENNETE DES SCARABAEINAE

Les plus anciens Pterygota qui montrent une venation ailaire bien développée appartiennent au Carbonifère (Sharov, 1966: 114-115). Ces insectes, classifiés par Kukalova (selon Sharov, 1966: 114-115) dans la famille Paoliidae, sont connus maintenant par un bon nombre de genres et d'espèces. Sharov considère que les Paoliidae ont des ailes clairement différentes de

celles des Paleodictyoptera, quoique le plan général de venation soit similaire chez les deux. Pour Sharov, cette famille formerait un ordre (Protoptera) dans l'infra-classe Archoptera. Les Protoptera seraient le premier groupe d'insectes ailés avec venation et c'est d'eux que proviendraient aussi bien les Palaeoptera que les Neoptera. Dans le cadre des Neoptera (Oligoneoptera), les Coléoptères apparaissent depuis le début du Permien.

Des fossiles de coléoptères, de position douteuse dans la famille Scarabaeidae, son *Aphodites prologaeus* Heer du Lias et *Geotrupoides lithograficus* Diechmuller du Jurassique (Balthasar, 1956: 85; Halffter, 1959). Selon Balthasar (1956: 85-87) ce n'est que après le commencement du Cénozoïque et, sauf une exception plus ancienne, en Oligocène seulement qu'apparaissent des restes fossiles attribuables — sans doute — à la famille Scarabaeidae. Il faut tenir compte, cependant, que Crowson (1955: 42) cite un Geotrupinae du Crétacé de Chine, mais c'est surtout les boules fossiles de Scarabaeinae découvertes en Amérique du Sud qui ont une grande importance. Nous avons fait référence en deux occasions à ces boules (Halffter, 1959; Halffter et Matthews, 1966: 153-155) que nous avons examinées et dont nous disposons maintenant d'une bonne quantité pour les étudier. Les plus anciennes sont attribuées par Roselli au Crétacé et correspondent au grès rouge de Colonia, Uruguay. Il existe des doutes sur l'ancienneté de ce grès rouge et Frenguelli considère qu'il correspond au Miocène, quoique le problème de son âge exact continue à se poser. Ce dernier auteur décrit beaucoup de boules de l'Oligocène Inférieur et Moyen et du Miocène d'Argentine. Nous avons examiné aussi bien les boules de l'Uruguay, que celles de l'Argentine (exemplaires étudiés par Frenguelli ainsi que d'autres nouveaux mis à notre disposition par le Dr. Rosendo Pascual du Museo de La Plata). Il n'y a pas de doute qu'il s'agit de boules-nid de Scarabaeinae. Par leurs caractéristiques nous n'hésitons pas à en attribuer la plupart au genre *Phanaeus* (Coprini, Phanaeina), étant donné qu'entre celles que nous avons ouvertes et étudiées il y en a beaucoup qui sont exactement pareilles à celles que les espèces de ce genre fabriquent à présent. Un autre genre auquel on pourrait attribuer les boules est *Dichotomius* (Coprini, Dichotomina), genre dans lequel — à notre connaissance — il y a une seule espèce qui fasse des boules semblables à celles de *Phanaeus*.

Frenguelli attribua quelques boules de l'Oligocène et du Miocène à *Megathopa* (considéré maintenant comme deux genres, *Megathopa* et *Malagoniella*, Scarabaeinae, Canthonina) ce qui est possible, car quelques *Malagoniella* actuels recouvrent leurs boules-nid d'une couche d'argile.

Fabriquer une boule-nid de fumier ou de charogne et la recouvrir d'une couche soigneusement disposée, d'argile ou terre argileuse, avec une chambre supérieure pour l'oeuf, a été considéré comme une forme de nidification très évoluée (voir une longue discussion par Halffter et Matthews, 1966). D'après ce que l'on sait, la fabrication de ce genre de boule-nid recouverte suppose un complexe comportement sexuel et d'élaboration, connu uniquement en ce que Halffter et Matthews (1966) ont appelé Groupe II de nidification, ensemble de Coprini clairement dérivé du Groupe I, plus primitif.

Le mécanisme de protection de la boule-nid par une couche extérieure de terre se trouve chez quelques espèces, appartenant à différentes tribus de Scarabaeinae. Dans le Groupe II des Coprini déjà mentionné, où la protection avec de la terre atteint sa majeure perfection, le mécanisme apparaît seulement chez les formes gondwaniennes: les très évolués Phanaeina, exclusifs de la Région Néotropicale avec une radiation secondaire en Amérique du Nord; une espèce de *Dichotomius*, genre néotropical qui montre chez les différentes espèces depuis une nidification primitive du Groupe I, très semblable à une simple galerie d'alimentation, jusqu'à une protection avec de la terre de leurs boules-nid; et *Heliocoprins*, genre éthiopien et oriental qui, à notre opinion, est une Dichotomina (voir Halffter et Matthews, 1966: 139). Chez les Coprini, l'équivalent d'origine septentrional (c'est à dire non gondwanien) des sous-tribus

Phanaeina et Dichotomina est la sous-tribu Coprina. Son origine et dispersion peuvent se situer dans l'Hémisphère Nord, quoique — comme il arrive pour beaucoup de groupes de la même origine — elle présente un fort développement en Afrique et un moindre dans l'Inde; dans les continents du Sud qui sont restés plus isolés, elle a une rare représentation en Amérique du Sud (Patron de dispersion Paléoaméricain) et en Australie. Cette sous-tribu, clair substitut taxonomique et écologique de Phanaeina et Dichotomina, a développé aussi un comportement très évolué mais absolument différent, sans protection avec une couche de terre de la boule-nid.

Chez le reste des Scarabaeinae, plusieurs genres de Canthonina américains de la tribu des Scarabaeini, couvrent leur boules-nid avec de la terre. A notre connaissance, le même procédé se présente aussi chez un Sisyphina de Mauritius, le genre *Nesosisyphus* qui forme des petites boules et chez quelques espèces du genre néotropical *Eurysternus* (Eurysternini) (donnés originelles non publiées).

Les commentaires antérieurs sur la nidification des Scarabaeini signalent que: 1) l'élaboration des boules-nid recouvertes de terre est un procédé qui correspond à des étapes très évoluées du comportement du groupe; 2) jusqu'à présent ce comportement est connu seulement chez des groupes qui peuvent être considérés comme gondwaniens, à l'exception de *Nesosisyphus*, appartenant à une sous-tribu qui suit en Amérique le Patron de Dispersion Paléoaméricain; 3) des boules fossiles qui sans doute correspondent à ce type sont connues par l'existence de très abondants exemplaires, uniquement d'Amérique, remontant à l'Oligocène (au Crétacé si la datation de l'Uruguay se confirmait); 4) ces boules pourraient appartenir, en majorité, à des groupes très semblables aux actuels *Phanaeus* ou *Dichotomius*; quelques unes ressemblent à celles d'un Scarabaeini du type *Malagoniella*. En conclusion, ces groupes, exclusivement gondwaniens, non seulement existaient mais ils avaient établi des normes très complexes de comportement depuis l'Oligocène. Ces caractéristiques du comportement sont typiques des genres ou même des espèces d'un genre (*Dichotomius*). Il faut donc penser que ces niveaux de différenciation taxonomique existaient déjà en Oligocène.

Le procédé précis et complexe qui culmine par la formation par la femelle d'une boule-nid recouverte de terre, ne peut pas avoir apparu tout à coup. Ce que nous connaissons sur l'évolution du comportement permet de supposer, pour les ancêtres de ces groupes (qui, nous insistons, ont une distribution fossile et actuelle gondwanienne, primordialement américaine), une ancienneté qui remonte au Jurassique Moyen. Cette ancienneté serait d'accord avec le schème général d'évolution des insectes, ainsi qu'avec l'identification des groupes mentionnés comme groupes gondwaniens.

En relation avec le schème évolutif général du groupe, Halffter et Matthews, 1966, supposent que les Scarabaeinae (groupe naturel, essentiellement coprophage, secondairement et partiellement nécrophage en Amérique du Sud) évoluèrent à partir des plus primitifs Scarabaeidae saprophages, durant le Mésozoïque, parmi d'autres raisons par l'apparition, en abondance, d'excréments de vertébrés terrestres. C'est seulement en supposant une telle ancienneté que nous pouvons nous expliquer la diversification et la spécialisation en modèles de comportement et niches écologiques qu'obtiennent les Scarabaeinae, ainsi que l'apparition de changements morphologiques profonds en corrélation avec ces modèles de comportement: pièces buccales avec les parties incisives membraneuses (Halffter et Matthews, 1966: 241-248); changements dans la morphologie de la larve et de la pupa en directe relation avec le développement dans l'intérieur de la boule-nid (*loc. cit.*: 180-186; Edmonds et Halffter, 1972); changements anatomiques du tube digestif liés à l'alimentation à base de microorganismes du fumier (*loc. cit.*: 244-248; Halffter et Matthews, 1971) et l'extraordinaire réduction des ovaires et ovarioles qui se présente chez tous les Scarabaeinae, principalement chez ceux qui ont une nidification plus évoluée (*loc. cit.*: 249-252), réduction qui rend la survivance possible seulement en établissant

les systèmes efficaces de nidification qui diminuent drastiquement la mortalité des formes juvéniles.

RECONNAISSANCE

Nous voulons remercier toute l'aide qui nous a été donnée par le Dr. Radu Racotta et Mme. Mercedes Fernandez Castello pour la traduction de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- Ball, G. E. 1968 (1970). Barriers and Southward dispersal of the holarctic boreomontane element of the family Carabidae in the mountains of Mexico. *An. Esc. nac. Cienc. biol. Méx.*, 17: 91-112.
- Balthasar, V. 1956. *Fauna CSR*, 8: *Lamellicornia*, 1, 287 pages. *Ceskoslovenská Akademie Véd, Praha*.
- Crowson, R. A. 1955. *The Natural Classification of the Families of Coleoptera*. Nathaniel Lloyd & Co., Ltd. London, 187 pages.
- Darlington Jr., Ph. J. 1957. *Zoogeography: the Geographical Distribution of Animals*. John Wiley & Sons, Inc., 675 pages.
- Darlington Jr., Ph. J. 1965. *Biogeography of the Southern End of the World. Distribution and history of far-southern life and land, with an assessment of Continental Drift*. Harvard University Press, 236 pages.
- Dunn, E. R. 1931. The herpetological fauna of the Americas. *Copeia*, 1931: 106-119.
- Edmonds, W. D. et G. Halffter. 1972. A Taxonomic and Biological Study of the Immature Stages of some new world Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *An. Esc. nac. Cienc. biol. Méx.*, 19: 85-122.
- Edmonds, W. D. 1972. Comparative Skeletal Morphology, Systematics and Evolution of the Phanaeinae Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *University of Kansas Science Bull.*, 49 (11): 731-874.
- Halffter, G. 1959. Etología y Paleontología de Scarabaeinae. *Ciencia (Méx.)*, 19 (8-10): 165-178.
- Halffter, G. 1962. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zool. Mex.*, 5 (4-5): 1-17.
- Halffter, G. 1964a. La Entomofauna Americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entom. Mexicana*, 6: 1-108, 9 maps.
- Halffter, G. 1964b. Las regiones Neártica y Neotropical desde el punto de vista de su Entomofauna. *Anais do Segundo Congresso Latino-Americano de Zoologia, São Paulo*, 1: 51-61.
- Halffter, G. 1965. Algunas ideas acerca de la Zoogeografía de América. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 26: 1-16.
- Halffter, G. et A. Martinez. 1962. Monografía del género *Ceratotrupes* Jekel (Coleop., Scarab., Geotr.). *Ciencia (Méx.)*, 21 (4): 145-159, 2 lams, 1 map.
- Halffter, G. et A. Martinez. 1966. Revisión Monográfica de los Canthonina Americanos (Coleoptera, Scarabaeidae) (1a. parte). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 27: 89-177, 7 lams.
- Halffter, G. et A. Martinez. 1967. Revisión Monográfica de los Canthonina Americanos (Coleoptera, Scarabaeidae) (2a. parte). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 28: 79-116, 1 lam.
- Halffter, G. et A. Martinez. 1968. Revisión Monográfica de los Canthonina Americanos (Coleoptera, Scarabaeidae) (3a. parte). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 29: 209-290, 9 lams.
- Halffter, G. et E. G. Matthews. 1966. The Natural History of Dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entom. Mexicana*, 12-14: 1-312.

- Howden, H. F. et A. Martinez. 1963. The New Tribe Athyreini and its included Genera (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupinae). Canadian Entom., 95 (4): 345-352.
- Hurley, P. M. 1968. The Confirmation of Continental Drift. Scientific American, 218 (4): 52-64.
- Jeannel, R. 1961. La Gondwanie et le peuplement de l'Afrique. Musée Royal de l'Afrique Centrale — Tervuren, Belgique, Annales — Serie in 8^o — Sciences Zoologiques — 102, 161 pages.
- Matthew, W. D. 1915. Climate and Evolution, N. Y. Acad. Sci. 24: 171-318. Reprinted 1939, Spec. Publ. N. Y. Acad. Sci. 1, 223 pages.
- Matthews, E. G. 1961. A Revision of the Genus *Copris* Müller of the Western Hemisphere (Coleoptera, Scarabaeidae). Entomologica Americana (New Series), 61, 139 pages, 8 lams.
- Matthews, E. G. 1966. A Taxonomic and Zoogeographic Survey of the Scarabaeinae of the Antilles (Coleoptera: Scarabaeidae). Mem. Amer. Ent. Soc., 21, 133 pages.
- Matthews, E. G. et G. Halffter. 1968. New Data on American *Copris* with discussion of a fossil species (Coleopt., Scarab.). Ciencia (Méx), 26 (4): 147-162.
- Rapoport, E. H. 1968. Algunos problemas biogeográficos del Nuevo Mundo con especial referencia a la Región Neotropical. In: Delamare de Bouteville, C. & E. H. Rapoport (Eds.) "Biologie de l'Amérique Australe", 4: 55-110, Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- Reig, O. 1962. Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. Ameghiniana, 2 (8): 131-140.
- Reig, O. 1968. Peuplement en vertébrés tétrapodes de l'Amérique du Sud. In: "Biologie de l'Amérique Australe", 4: 215-260. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- Simpson, G. G. 1940. Mammals and land bridges. J. Washington Acad. Sci., 30: 137-163.
- Sharov, A. G. 1966. Basic Arthropodan Stock. Pergamon Press., 271 pages.
- Smith, H. M. 1949. Herpetogeny in Mexico and Guatemala. Ann. Assoc. Amer. Geog., 39 (3): 219-238.
- Udvardy, M. D. F. 1969. Dynamic Zoogeography with Special Reference to Land Animals. Van Nostrand Reinhold Company, 445 pages.